12-60
2e ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXIII

FASCICULE UNIQUE

Marcel GASPARD

ANATOMIE COMPARATIVE ET FONCTIONNELLE DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE CHEZ LES CARNIVORES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)

1971

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

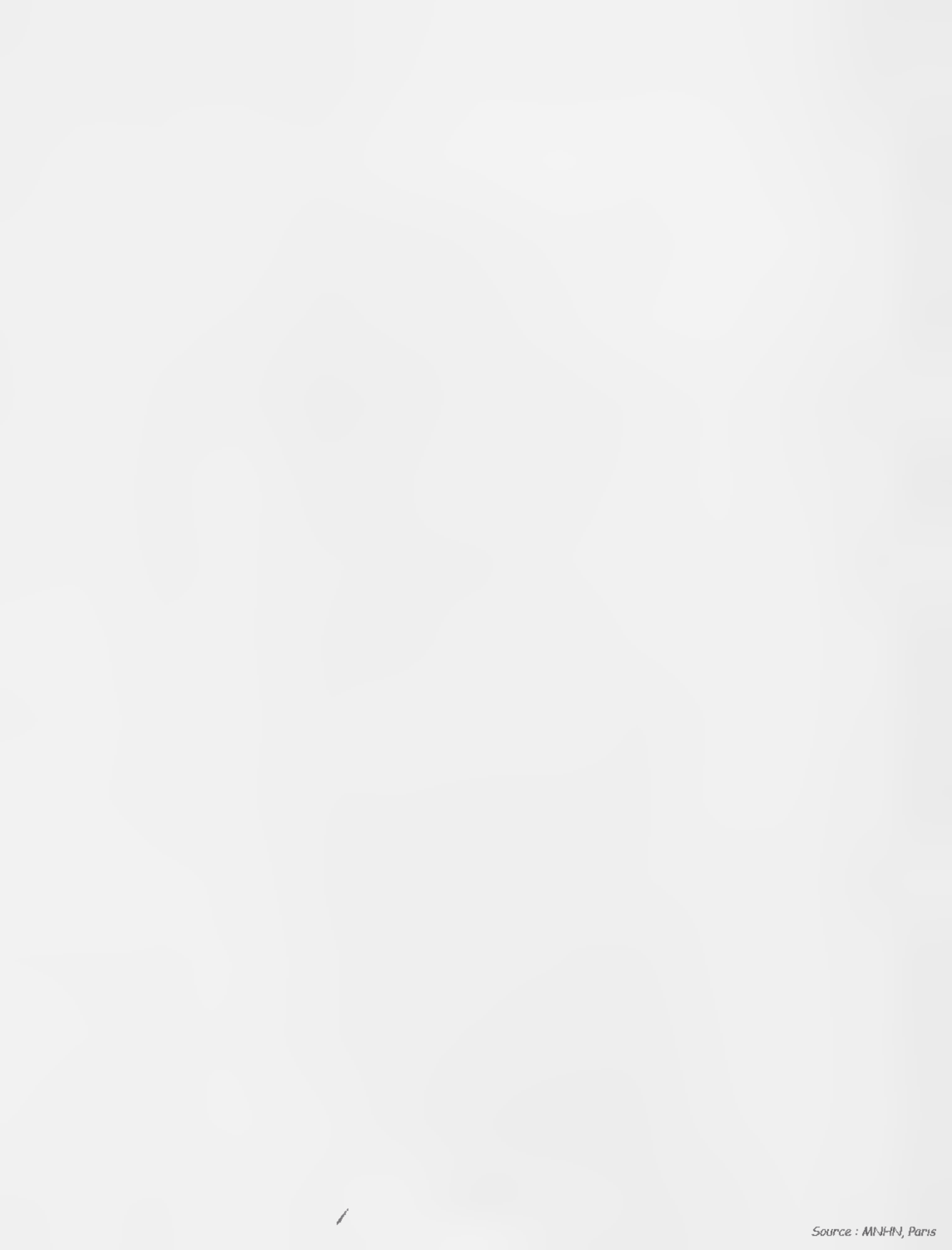
TOME LXIII

FASCICULE UNIQUE

PARIS
EDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1971

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, tome LXIII, fasc. unique

ANATOMIE COMPARATIVE ET FONCTIONNELLE DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE CHEZ LES CARNIVORES

par

Marcel GASPARD

SOMMAIRE

Introduction 7

Première partie. — ANATOMIE DESCRIPTIVE

Myologie 15

I. — Mise en place des muscles masticateurs 15

1° Muscles masticateurs proprement dits 15

A. — Plan superficiel 16
Masséter 16
Temporal 19

B. — Plan profond 20
Ptérygoïdien médial 20
Ptérygoïdien latéral 24

2° Muscles masticateurs accessoires 25

A. — Plan superficiel 25
Digastrique 25
Stylo-hyoïdien 26

B. — Panl profond 27
Mylo-hyoïdien 27
Génio-hyoïdien 27

Source : MNHN, Paris

3° Participation de la musculature masticatrice a l'équilibre de la tête 28

II. — Organisation architecturale de la musculature masticatrice 31

1° Constitution architecturale des muscles masticateurs du chien 33

Masseter superficialis 33
Masseter intermedius 37
Masseter profundus 38
Maxillo-mandibularis 40
Zygomatico-mandibularis 40
Temporalis 41
Pterygoideus medialis 46
Pterygoideus lateralis 50
Digastricus 50

2° Innervation des muscles masticateurs 55

III. — Étude comparative des muscles masticateurs chez les carnivores 59

1° Canidae 59

2° Ursidae 59

A. — *Ursus arctos*, *Ursus americanus* et *Selenarctos thibetanus* 59

B. — *Thalassarctos maritimus* 62

3° Mustelidae 64

A. — *Mustela* (*Putorius*) *putorius* 64

B. — Étude comparative des *Mustelidae* 67

Mustelinae 67
Melinae 71
Mellivorinae 73
Mephitinae 73
Lutrinae 73

4° Procyonidae 75

Procyoninae 75
Ailurinae 77

5° Felidae 77

6° Viverridae 83

A. — *Genetta genetta* 84

B. — Étude comparative des *Viverridae* 85

Viverrinae 86
Herpestinae 86
Cryptoproctinae 87
Paradoxurinae 87

Source : MNHN, Paris

7° Hyaenidae 89

8° Pinnipedia 92

A. — Caractères généraux et adaptatifs communs a l'ensemble des pinnipèdes 93

B. — Phocidae 94

C .— Otariidae 99

Arthrologie 102

I. — Articulation temporo-mandibulaire 102

1° Surfaces articulaires 102

2° Moyens d'union 104

3° Ménisque 107

II. — Symphyse mandibulaire 109

Deuxième partie. — ANATOMIE FONCTIONNELLE

I. — Principes généraux de l'analyse bio-mécanique 113

II. — Analyse cinématique 114

Description des mouvements mandibulaires 114
Occlusion centrée 117
Occlnsions excentrées et articulé dentaire 118

III. — Conditions d'équilibre de la mandibule lors de l'accomplissement d'un travail statique 121

A. — Mastication unilatérale 123
Propriétés des forces directement appliquées 123
Propriétés des réactions 130
Développement des relations d'équilibre 131

B. — Mastication bilatérale 137

IV. — Déformations des corps alimentaires au cours de la mastication 138

1° Déformations franches 139

Cisaillement transversal 141
Compression 142
Extension 144
Action combinée d'un effort tranchant et d'un effort normal 145
Flexion 146

2° Déformation par fatigue 152

3° Morsure et rupture par choc 153

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

I. — DISCUSSION 159
A. — DISTINCTION DES DIFFÉRENTS NIVEAUX DE L'ANALYSE FONCTIONNELLE 159
B. — VALEUR DES CRITÈRES D'EFFICACITÉ EN BIO-MÉCANIQUE 167
II. — CONCLUSIONS 170
A. — INTERPRÉTATION DE LA MASTICATION CHEZ LE CHIEN 171
1° Mouvement de rotation axiale bi-condylienne 171
2° Mouvement de translation transversale 174
3e Mouvements hélicoïdaux 175
B. — LES PRINCIPALES MODALITÉS DE LA MASTICATION CHEZ LES CARNIVORES 179
1° Type poecilomaste 180
2° Type aléomaste 182
3° Type tribomaste 183
4° Type temnomaste 183
5° Type schizomaste 184
6° Type trogomaste 184
7° Type blaptomaste 185
8° Type cleptomaste 186
C. — CLASSIFICATION ET INTERPRÉTATION DES VARIATIONS DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE CHEZ LES CARNIVORES 186
D. — PROBLÈMES GÉNÉRAUX POSÉS PAR LA MASTICATION DES MAMMIFÈRES 190
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 194

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION.

D'un point de vue strictement anatomique, et tel qu'il se présente chez les Fissipèdes et Pinnipèdes — au même titre que chez la plupart des Mammifères — l'appareil masticateur offre à considérer :

— *Une charpente osseuse*, mi-fixe, mi-mobile, dans laquelle s'implantent — ou plus exactement s'articulent — les dents disposées en arcades. Les prémaxillaires, maxillaires et palatins constituent la mâchoire supérieure. La mandibule, ou mâchoire inférieure, se trouve réduite, comme chez tous les Mammifères actuels, aux seuls os dentaires.

— *Deux diarthroses*, symétriques par rapport au plan sagittal médian, relient la mandibule au crâne (articulations de type squamoso-dentaire illustrant le plan mammalien classique).

— *Quatre muscles pairs* enfin, les masséters, les temporaux, les ptérygoïdiens médiaux et latéraux — tous innervés par le maxillaire inférieur, troisième branche du trijumeau — animent la mandibule par leur jeu complexe et combiné s'exerçant d'une part de bas en haut, d'autre part de dedans en dehors et réciproquement. Contrairement à ce que l'on affirme, en effet, assez souvent, les mouvements mandibulaires ne sont point exclusivement verticaux mais aussi, quoique dans une moindre mesure, dirigés ectalement ou entalement.

Les organes que nous venons d'énumérer suffisent à définir l'*appareil masticateur stricto sensu* de l'Anatomie descriptive. Cependant, lorsqu'ils parlent d'appareil masticateur, les physiologistes (et également les cliniciens) désignent en réalité : *l'ensemble coordonné des divers organes qui concourent à la mastication.* Il s'agit alors d'un ensemble beaucoup plus vaste que nous nommerons *appareil masticateur lato sensu* lorsque la confusion sera possible. Cet ensemble coordonné, outre les organes nerveux récepteurs de la sphère oro-faciale, les centres masticateurs encéphaliques et les voies nerveuses qui les desservent, englobe dans son système d'exécution un plus grand nombre de constituants. La mâchoire supérieure comprend, dans ces nouvelles conditions, pratiquement tous les os du crâne et du massif facial. Chez les Carnivores, les prémaxillaires, maxillaires et palatins en constituent alors simplement l'architrave, tandis que les autres os de l'étage supérieur de la face et du crâne en représentent l'armature. La musculature masticatrice, en plus des muscles masticateurs précités, s'étend aux muscles sus- et sous-hyoïdiens ou muscles masticateurs accessoires. Ces derniers, à l'exception du mylo-hyoïdien et des fascicules antérieurs du digastrique [1] — appartenant au territoire trigéminal — sont innervés par le facial, le glosso-pharyngien et le grand hypoglosse.

Nous centrerons notre étude sur les muscles masticateurs proprement dits et ne donnerons, en ce qui concerne les autres constituants de l'appareil masticateur, que les renseignements utiles à l'interprétation de la musculature masticatrice ou à l'intelligence des problèmes de Myologie fonctionnelle.

Comme chez les autres Mammifères, le travail digestif s'accomplit chez les Carnivores par étapes successives : *temps buccal* de préparation (ou étape pré-digestive), *déglutition*, *temps gastrique* et *temps intestinal*. La digestion se singularise toutefois, chez un grand nombre d'espèces, par l'extrême brièveté de son temps buccal. Contrairement à ce que l'on observe chez les Primates, les Rongeurs, et surtout les Ruminants, qui pétrissent laborieusement un bol alimentaire, les Fissipèdes, notamment les Félidés, les Hyénidés, la majorité des Canidés, et dans une certaine mesure les Mustélidés et les Viverridés, fragmentent leurs proies en lambeaux grossièrement façonnés et vite déglutis.

Il est, en outre, souvent intéressant de subdiviser la mastication en fonctions sectoriale et broyeuse, mettant respectivement en jeu les dents pré-carnassières et rétro-carnassières [2]. Le temps buccal de la digestion prend plus d'importance chez les Ursidés et les Procyonidés affirmant la fonction broyeuse, que chez les Félidés et les Viverridés presque exclusivement carnassiers. Enfin, les Pinnipèdes, chez lesquels l'appareil masticateur montre d'incontestables signes de régression, déglutissent leurs proies presque immédiatement ; le temps buccal se trouve ainsi réduit à son minimum.

1. En effet, en dépit de sa configuration extérieure, le digastrique des Carnivores est un faux monogastrique.

2. La carnassière inférieure (première monophysaire mandibulaire) sert de point de démarcation ; cette dent bivalente chez les Canidés, affirme son caractère broyeur chez les Ursidés et, inversement, son caractère sectorial chez les Félidés.

Source : MNHN, Paris

***

La denture des Carnivores a suscité, de même que les os du crâne et de la face, de nombreux travaux. Par contre, peu d'auteurs se sont intéressés à la musculature masticatrice et aux articulations des mâchoires. L'un de nos buts principaux sera de combler cette lacune. Nous verrons ainsi que la Myologie et l'Arthrologie complètent heureusement les observations odontologiques et ostéologiques. Cependant, l'étude de la musculature masticatrice n'ajoute pas simplement à notre connaissance de l'appareil masticateur des Carnivores. Elle conduit, en définitive, à une interprétation de la mastication sensiblement différente de celle des anatomistes dont les recherches se restreignent à la morphologie dentaire et squelettique. C'est d'ailleurs là un phénomène assez général : toute contribution ne représente pas seulement un apport de nature purement *quantitative*, mais conduit nécessairement à un nouvel essai de synthèse et aboutit à un changement d'ordre *qualitatif* dans la façon d'adapter notre pensée aux faits.

Principes généraux.

Les Carnivores constituent dans la Faune actuelle un Super-Ordre (Ordre des Fissipèdes + Ordre des Pinnipèdes) bien individualisé représentant l'un des principaux rameaux de la Classe des Mammifères. Quoique l'épanouissement de ces prédateurs ait été, dans une certaine mesure, corrélatif de celui des Ongulés — leurs principales proies — leur évolution paraît relativement moins diversifiée. Tout s'est passé comme si la plupart de leurs spécialisations s'étaient élaborées sans exubérance, dans des limites assez étroites. Aussi, hormis quelques fossiles très anciens ou appartenant aux lignées machairodontoïdes, les types disparus ressemblent-ils assez bien à ceux que nous rencontrons aujourd'hui.

Nous pouvons discerner, malgré tout, au sein de ce groupe homogène, un type moyen illustré par les Canidés et caractérisé par le fait que les fonctions sectoriale et broyeuse, assumées par les dents jugales, y sont toutes deux bien individualisées. A partir de ce gabarit synthétique et conservateur, il est également possible de distinguer deux grandes spécialisations : celle des Fissipèdes qui affirment la fonction sectoriale aux dépens de la fonction broyeuse (Félins et Hyènes) et celle des Fissipèdes chez lesquels la fonction triturante domine nettement la fonction lacératrice (Ours et Pandas). Les Pinnipèdes figurent une troisième tendance se traduisant par l'apparition de signes de régression affectant les divers constituants de l'appareil masticateur.

Pour pratique et rigoureuse qu'elle soit, cette classification couvre diverses modalités de structures. En effet, dans un groupe spécialisé défini, la famille des Félidés par exemple, certaines particularités morphologiques ou fonctionnelles peuvent découler de l'exiguïté de la taille corporelle. Ainsi, le Chat diffère sensiblement par quelques-uns de ses traits des grands Félins (Lion, Tigre, Panthère, Guépard...) pour des raisons qui, semble-t-il, n'ont rien à voir avec les régimes alimentaires[1]. Il en résulte que toutes les petites espèces, quelles que soient les familles auxquelles elles appartiennent (Canidés, Mustélidés, Félidés ou Viverridés) partagent des caractères communs tenant essentiellement à leur commune petitesse. Inversement, l'augmentation relative de la taille s'assortit fréquemment d'une complication structurale des muscles masticateurs affectant particulièrement les armatures aponévrotiques. Enfin, et d'un autre point de vue, dans toutes les familles, existent des formes aberrantes posant des problèmes qui leur sont propres : par exemple, l'Otocyon, chez les Canidés, avec sa mandibule pourvue de deux apophyses angulaires de chaque côté ; la Loutre marine, chez les Mustélidés, avec ses dents jugales tuberculeuses ; le Protèle, dont la denture surprend par sa gracilité en comparaison de celle des Hyènes...

De ces remarques découle le plan que nous suivrons dans la première partie de notre travail consacrée à l'Anatomie descriptive : premièrement, nous étudierons le type moyen figuré par le Chien domestique ; nous passerons ensuite en revue les principaux représentants des diverses subdivisions systématiques (familles et sous-familles), en les confrontant toujours au Chien afin de définir leurs spécialisations ou leurs régressions *par rapport au gabarit moyen*. Nous accorderons une attention particulière à l'affirmation des fonctions sectoriale ou broyeuse, et nous attacherons aussi aux espèces de petite et grande tailles corporelles relatives. Cela nous permettra de préciser la nature et le degré des variations présentées par la musculature masticatrice au sein des Fissipèdes et des Pinnipèdes. A partir de là, nous

1. D'ailleurs les Félidés comme le Serval et le Lynx, qui présentent une taille intermédiaire entre celles du Chat et des grands Félins, offrent des caractères de transition.

Source : MNHN, Paris

essaierons de déterminer ce qui caractérise les Carnivores, indépendamment des spécialisations et singularités qu'ils peuvent offrir. Nous verrons alors qu'au même titre que chez les Rongeurs, les Ruminants ou les Primates, l'appareil masticateur des Fissipèdes peut être tenu pour l'un des types spécialisés les mieux définis que la Nature ait réalisés. Corrélativement, la fonction mastieatrice se présente chez eux sous l'une de ses modalités partieulièrement réussies.

***

L'analyse détaillée de la musculature masticatrice du Chien domestique présentera donc un double intérêt, *théorique* et *pratique*. Elle constituera tout d'abord le fondement de l'étude comparative des principaux représentants actuels des Ordres des Fissipèdes et Pinnipèdes. Faisant abstraction du rôle particulier qui leur revient dans la manducation, nous chercherons à homologuer les différents faisceaux de la musculature mastieatrice. Précisons qu'il ne s'agira que d'*homologie spéciale*, se rapportant aux éléments appartenant toujours à un même muscle. Les problèmes d'*homotypie* (résultant de la symétrie bilatérale), entre muscles droits et gauches antimères, ou d'*homodynamie* entre éléments appartenant à des arcs viscéraux différents unis par un lien structural mais sans filiation, ne seront point envisagés dans ce travail.

Étant donné que l'homologie implique la continuité phylétique, l'étude des rapports squelettiques de la musculature masticatrice chez les formes actuelles apporte de précieux renseignements sur les Carnivores fossiles (notamment les formes post-oligocènes). Le fait que l'on puisse relier en un même système les constituants de la musculature masticatrice conduit, en effet, à admettre qu'un type fondamental primitif a existé. L'établissement d'une homologie entre les diverses structures musculaires chez les Carnivores actuels autorise, par conséquent, à supposer qu'un lien évolutif relie chacune d'elles à un archétype, l'identité structurale traduisant la communauté d'origine. Nous insistons ici sur le fait qu'en procédant ainsi nous ne pensons pas, du point de vue logique, extrapoler mais interpoler.

Indépendamment de l'aspect théorique des problèmes soulevés par l'analyse myologique, nous tiendrons également compte de son importance pratique. Deux Carnivores familiers, le Chien et le Chat, représentent un matériel expérimental de choix dans les travaux relatifs à la mastication et à la déglutition. Les premiers résultats obtenus dans le domaine de la Physiologie nerveuse et musculaire de la manducation furent le fruit d'expériences conduites sur ces deux animaux ; cela semble si vrai que la base même de nos connaissances sur la mastication des Mammifères, et de l'Homme en particulier, est constituée par les observations fondamentales effectuées sur le Chien ou le Chat. Goltz (1892), Beevor et Horsley (1894), Mann (1895), Trapeznikov (1897), Franck (1900), Von Economo (1904), Sherrington (1906, 1917) et Dusser de Barenne (1920) posèrent les fondements de la Physiologie nerveuse de la mastication en expérimentant surtout sur ces deux espèces.

Les Carnivores se révèlent préférables aux autres Mammifères, particulièrement aux Singes, dans un grand nombre d'interventions neuro-chirurgicales, car il est plus facile de surmonter, chez eux, la poïkilothermie compliquant fâcheusement les expériences sur les sujets mésencéphaliques (Karplus et Kreidl, 1914 ; Bazett et Penfield, 1922).

Une chaîne ininterrompue de travaux relie les recherches des pionniers précédents aux études contemporaines. Les Carnivores familiers ont constamment répondu aux besoins des expérimentateurs comme en témoignent les découvertes importantes de Bremer (1923) sur les mouvements mandibulaires rythmiques, de Cardot et Laugier (1923) sur le réflexe linguo-maxillaire, de Szentagothai (1948), puis Hugelin et Bonvallet (1956), sur le réflexe monosynaptique trigéminal. Les chercheurs contemporains continuent d'accorder aux Carnivores le même intérêt. Actuellement, Adachi, Eliasson, Kawamura, Kubota et Tsukamoto opèrent presque exclusivement sur le Chat et le Chien.

Par surcroît, les enquêtes les plus avancées sur les réflexes conditionnels de mastication, dirigées par Roubinov, s'appliquent uniquement au Chien. Une somme considérable de travaux d'Embryologie et d'Histologie relatifs au système dentaire du Chat, des expériences d'Implantologie, de Chirurgie maxillo-faciale, d'Orthodontie, de Dentisterie et de Prothèse appliquées au Chien, ajoutent à l'intérêt biologique général de l'étude de l'appareil mastieateur des Carnivores, un intérêt pratique nullement négligeable.

***

Source : MNHN, Paris

A ce double aspect, théorique et pratique, des problèmes posés par la musculature masticatrice considérée d'un point de vue purement organographique, s'ajoutent des considérations bio-mécaniques et bio-mathématiques d'une grande portée. Nous leur consacrerons la seconde partie de notre travail. Afin d'éviter toute interférence entre les problèmes radicalement différents soulevés par l'*homologie* et l'*analogie*, source possible d'ambiguïté et de confusions, il nous paraît indispensable de préciser ce que signifie et implique une recherche analogique fondée sur la Myologie fonctionnelle comparative.

Dans le cadre des Sciences Naturelles, les recherches d'Anatomie fonctionnelle doivent l'attention croissante qu'on leur accorde à la rigueur des raisonnements qu'elles impliquent, car elles nécessitent le concours des Mathématiques et de la Mécanique. Et il faut reconnaître qu'il est souvent avantageux pour le naturaliste, et relativement facile, de mettre en œuvre de telles méthodes, dans l'analyse et surtout dans la synthèse des faits livrés par l'observation et l'expérimentation. Une telle recherche bio-mécanique nécessite l'analyse fine des rapports et de la texture des muscles et des constituants articulaires. C'est pourquoi nous nous attacherons davantage à l'architecture de ces organes qu'à leur configuration.

Tandis que l'Anatomie comparée étudie surtout les homologies, l'Anatomie fonctionnelle s'attache aux analogies. Pour être justement appréciée, cette orientation doit être considérée dans sa plus grande généralité. Plusieurs degrés existent dans l'analogie que la Science peut déceler entre divers phénomènes naturels. En Biologie, nous rencontrons un genre d'analogie moins profond qu'en Physique. En effet, si de nombreux phénomènes peuvent être apparentés, en vertu du fait qu'ils obéissent à des lois représentées par des fonctions de même forme, les constantes et variables désignées symboliquement dans les systèmes d'équations exprimant ces relations fonctionnelles prennent des significations matérielles fondamentalement différentes suivant le phénomène que l'on considère. Il faut donc bien se garder de croire que des phénomènes traduisibles mathématiquement de semblable manière, possèdent consécutivement une identité foncière. Mais, et ceci est capital, il n'en demeure pas moins vrai que l'analogie mathématique offre à la fois un avantage précieux pour la mémoire et une économie considérable de pensée. Dès qu'on a, en effet, reconnu abstraitement les propriétés des fonctions et des variables, on n'a plus aucune peine à donner aux relations algébriques, dans chaque cas particulier, un contenu concret traduisible en langage familier.

Plans et axes de coordonnées.

La comparaison de la musculature masticatrice dans les principaux groupes de Carnivores et l'analyse bio-mécanique des mouvements mandibulaires impliquent la définition d'un système de plans et axes de coordonnées. Pour situer et orienter les faisceaux musculaires, en Anatomie descriptive, et les vecteurs-forces ou vecteurs-moments, en Anatomie fonctionnelle, nous adopterons un système unique de référence, figuré par trois séries de plans orthogonaux, parallèles entre eux dans chaque série.

Le repère fondamental est le plan de symétrie bilatérale dit : *plan sagittal médian*. Tous les plans parallèles au plan sagittal médian seront dits : *plans sagittaux para-médians*.

Les plans perpendiculaires aux précédents forment deux séries de plans parallèles, horizontaux et transversaux. Par convention, nous orienterons le *plan d'occlusion centrée* [1] à l'horizontale. Dans ces conditions, les divers plans horizontaux seront donc en même temps perpendiculaires aux plans sagittaux et parallèles au plan d'occlusion centrée [2].

Les plans transversaux se trouvent, dans un système de coordonnées cartésiennes, définis du même coup puisqu'ils doivent être à la fois perpendiculaires aux plans sagittaux et aux plans horizontaux.

Les trois séries de plans ci-dessus découpent l'espace en une infinité de parallélépipèdes rectangles dont les diverses faces seront baptisées en fonction de la position qu'elles occupent par rapport au plan de symétrie bilatérale et à l'axe longitudinal de la tête. La nomenclature des faces, bords et sommets d'un quelconque organe se trouve donc ainsi parfaitement définie. Le cas théorique le plus simple, d'où découlent tous les autres, est celui d'un organe parallélépipédique qui présente six faces : supérieure, externe, inférieure, interne, antérieure et postérieure; douze bords, tirant leurs noms des deux faces auxquelles ils appartiennent ; enfin, huit sommets baptisés d'après les trois bords qu'ils limitent.

1. Plan défini par le triangle déterminé par le point de contact incisif le plus antérieur et les deux points de contact molaire postérieurs, droit et gauche, lorsque les arcades dentaires antagonistes s'appliquent l'une sur l'autre selon une surface maximale.

2. L'un des plans horizontaux est évidemment confondu avec le plan d'occlusion centrée.

Source : MNHN, Paris

L'orientation des fibres musculaires et tendineuses implique en outre le choix d'un système d'axes de coordonnées en rapport avec le système de plans défini ci-dessus. Nous nous référerons aux axes rectangulaires : $\vec{x'x}$, $\vec{y'y}$ et $\vec{z'z}$.

L'axe $\vec{x'x}$, ou axe des abscisses, orienté de gauche à droite et passant par les centres des deux condyles mandibulaires K et K', se trouve ainsi à l'intersection du plan parallèle au plan occlusal passant par les centres condyliens et du plan transversal passant également par ces deux points; il est perpendiculaire au plan sagittal médian en un point O, équidistant des deux condyles, qui, par convention, sera choisi comme origine du système d'axe de coordonnées (Fig. 1).

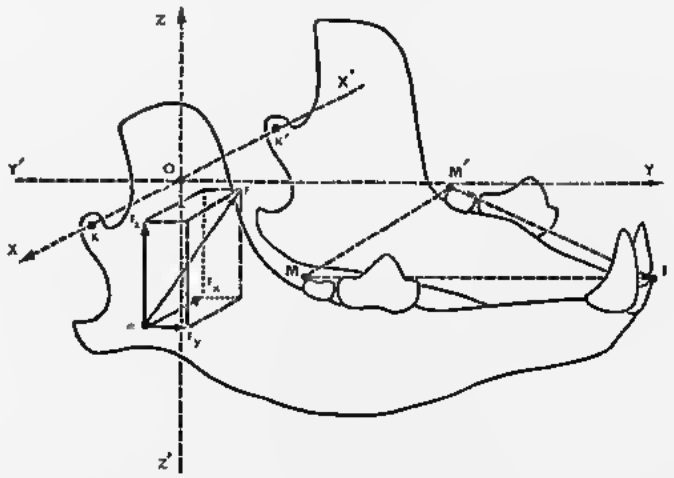


FIG. 1. — *Système de référence utilisé en Anatomie descriptive et en Anatomie fonctionnelle.*

$\vec{x'x}$, axe des abscisses ; $\vec{y'y}$, axe des ordonnées; $\vec{z'z}$, axe des cotes; *O*, point origine; *K'K*, axe bi-condylien, cet axe équivaut à la ligne de terre de la Géométrie descriptive et à l'axe de rotation de la Cinématique ; *MM'I*, triangle définissant le plan d'occlusion centrée.

L'axe $\vec{y'y}$, ou axe des ordonnées, orienté de l'arrière vers l'avant, passe par le point O et est parallèle au plan d'occlusion centrée; $\vec{y'y}$ figure donc l'intersection du plan sagittal médian et du plan horizontal passant par l'axe des abscisses. L'axe des ordonnées coupe, perpendiculairement en O, le plan transversal joignant les deux centres condyliens.

L'axe $\vec{z'z}$, ou axe des cotes, est perpendiculaire aux deux axes précédents $\vec{x'x}$ et $\vec{y'y}$, en O. Il figure, par conséquent, l'intersection du plan sagittal médian avec le plan transversal passant par les deux centres condyliens.

L'intérêt d'un tel système de référence tient à ce que les plans orthogonaux qui le définissent, divisent l'espace en huit parties dont chacune est un trièdre trirectangle dont les arêtes sont des hémi-axes de coordonnées. Il se prête ainsi à la fois aux besoins de l'Anatomie descriptive et de l'Anatomie fonctionnelle. Il offre, en outre, le précieux avantage de répondre en même temps aux conventions de la Mécanique et de la Géométrie de Monge. En effet, chaque plan représente une surface sur laquelle il est possible de projeter, en *projection droite*, n'importe quel point céphalique et d'obtenir ainsi directement ses coordonnées dans les trois dimensions.

Le point α, par exemple, figurant l'insertion d'un faisceau musculaire sur la mandibule, possède les coordonnées : α_x, α_y et α_z directement déterminables par projection sur les trois plans orthogonaux de référence et respectivement égales aux coordonnées par rapport aux trois axes $\vec{x'x}$, $\vec{y'y}$ et $\vec{z'z}$. De plus, l'axe des abscisses figure l'axe bi-condylien de rotation de la mandibule. Les trajectoires des divers points mandibulaires s'inscrivent donc, chacune, sur un cercle admettant pour centre le point situé à l'intersection de l'axe des abscisses et du plan sagittal para-médian déterminé par l'arc de cercle que leur rotation engendre.

L'axe des abscisses figure en même temps la direction des mouvements de latéralité de translation, à une équipollence près. Les trajectoires des divers points mandibulaires s'inscrivent donc, chacune, sur une droite parallèle à $\vec{x'x}$. La coïncidence entre axes de rotation et de translation autorise ainsi

Source : MNHN, Paris

l'analyse des mouvements mandibulaires hélicoïdaux puisque, dans cette troisième éventualité, très fréquente au cours de la mastication chez les Carnivores, les trajectoires hélicées des divers points mandibulaires s'inscrivent sur des cylindres concentriques dont la génératrice axiale n'est autre que l'axe des abscisses.

Le système que nous proposons est le seul qui permette de concilier les exigences de la Cinématique, du Calcul vectoriel, de la Géométrie cotée et de la Géométrie de Monge. Tout mouvement hélicoïdal peut ainsi être analysé à partir de ses composantes de rotation et de translation, la coupe sagittale des cylindres-supports des trajectoires hélicées étant circulaire, leur coupe transversale rectiligne.

Il est également possible d'aborder les problèmes sous l'angle dynamique, en rapportant les mouvements à leurs causes: les forces musculaires. Chaque faisceau de la musculature masticatrice peut être identifié à un vecteur glissant. Par exemple, un élément contractile développant une force $\vec{F}$, appliquée au point mandibulaire α, dirigée d'arrière en avant, de bas en haut et de dehors en dedans, est décomposable en trois forces élémentaires : $\vec{F}_x$, $\vec{F}_y$ et $\vec{F}_z$ déterminant un trièdre trirectangle déductible du système d'axes de coordonnées par une simple translation [1]. Il en va de même pour les moments des forces par rapport au point origine O ou à l'axe bi-condylien KK'. Corrélativement, le système de représentation s'étend des grandeurs linéaires aux grandeurs angulaires, tout angle formé par une droite et un plan pouvant être ramené à une pente par rapport à l'un des trois axes du système de coordonnées. Les expressions trigonométriques se trouvent ainsi simplifiées au maximum.

D'autre part, il est toujours possible de substituer aux coordonnées cartésiennes des coordonnées polaires. En effet, chaque cylindre-support de trajectoires est coupé *circulairement* par n'importe quel plan sagittal para-médian, le cercle de section se trouvant en outre divisé en quadrants par les deux plans horizontal et transversal passant par l'axe bi-condylien dont la trace est elle-même figurée par le centre du cercle. Dans ces conditions, il devient possible d'utiliser les coordonnées non cartésiennes, curvilignes [2]. La variable se trouve alors représentée non plus par une dimension linéaire mais par un angle orienté. Soit à figurer par exemple, en un point X de l'axe $\vec{x'x}$, contenu dans le plan sagittal para-médian P, la fréquence des contractions produites à partir de divers points du plan musculaire considéré, pendant l'accomplissement d'un nombre déterminé de cycles mandibulaires. La direction de l'un de ces divers points est repérée par une demi-droite $\vec{Xd}$ faisant un angle λ, nommé *azimuth*, avec une demi-droite fixe $\vec{XZ}$ servant de repère, $\vec{XZ}$ trace de $\vec{Oz}$ par exemple. Sur $\vec{Xd}$ on porte une longueur $XM = r$, appelée *rayon-vecteur*, qui représente, à une échelle arbitraire, la durée totale pendant laquelle les actions musculaires ont été dirigées suivant l'azimuth λ. La courbe (C) reliant les extrémités des divers rayons-vecteurs est nommée : *indicatrice* (Fig. 2).

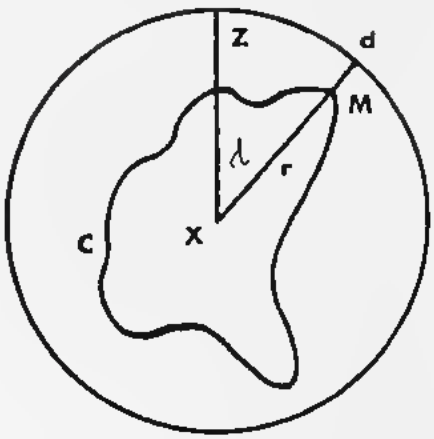


Fig. 2. — *Coordonnées polaires.*

Les indicatrices sont appelées à jouer un rôle considérable en Myologie fonctionnelle puisqu'elles permettent de faire la synthèse des données électro-physiologiques obtenues à partir de l'électromyographie élémentaire d'une part, globale d'autre part.

1. Au sens géométrique (et non mécanique) du terme.

2. Ce qui simplifie de nombreux raisonnements relatifs à la détermination des conditions de l'équilibre mandibulaire (GASPARD, 1968).

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE DESCRIPTIVE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MYOLOGIE.

Afin de faciliter les comparaisons et de permettre les interprétations fonctionnelles, la musculature masticatrice sera étudiée successivement sous les divers aspects de la topographie, de la texture et de l'innervation.

Les muscles seront tout d'abord considérés dans leurs rapports anatomiques, avec leurs surfaces globales d'insertion[1]. L'organisation architecturale des différents faisceaux sera ensuite analysée et complétée par l'étude de leur innervation motrice.

I — MISE EN PLACE DES MUSCLES MASTICATEURS.

Les données topographiques concernant les surfaces globales d'insertion et les rapports avec les organes voisins seront, pour chaque muscle, examinés séparément. Nous essaierons de cette manière d'apporter au paléontologiste le maximum de renseignements pouvant aider à la reconstitution des muscles masticateurs chez les fossiles, et de guider l'expérimentateur dans le choix des champs opératoires tant en Physiologie qu'en Morphologie et Chirurgie expérimentales. A cet égard, nous insisterons plus particulièrement sur les rapports nerveux et vasculaires chez le Chien, animal couramment employé au laboratoire.

La musculature du squelette viscéral de la tête comprend, chez les Carnivores, au même titre que chez la plupart des Mammifères, les *muscles masticateurs proprement dits* qui relient la mandibule au crâne et au massif facial, et les *muscles masticateurs accessoires* qui mettent en mouvement la mâchoire inférieure en prenant appui sur l'appareil hyoïdien[2].

Remarquons préalablement que le cérato-hyoïdien doit être considéré, tant du point de vue anatomique que fonctionnel, comme un élément de la musculature pharyngo-laryngienne ; contrairement à Ellenberger et Baum (1891), nous ne le rangerons pas parmi les muscles masticateurs accessoires. En outre, le muscle mandibulo-auriculaire (*m. tragicus lateralis*), quoiqu'il s'insère sur la mâchoire inférieure, au niveau de l'apophyse angulaire ou entre cette dernière et l'apophyse condylienne, ne peut en aucune façon être intégré à la musculature masticatrice ; il s'agit en réalité d'un peaucier reliant la mandibule au conduit auditif externe, appartenant par conséquent à la musculature auriculaire ; il se réduit d'ailleurs, chez de nombreux Carnivores, à un simple fascicule rubané, fortement ou complètement tendinifié.

Les rapports des muscles du squelette viscéral de la tête variant peu chez les Carnivores, nous les décrirons chez le Chien, pris comme type moyen de comparaison, et signalerons au passage les particularités intéressantes rencontrées chez les autres espèces.

1° MUSCLES MASTICATEURS PROPREMENT DITS.

Les muscles masticateurs forment deux plans : *superficiel*, comprenant le masséter et le temporal, et *profond*, avec les ptérygoïdiens médial et latéral. Ces deux couches se situent de part et d'autre de la branche montante de la mandibule.

1. Nous appellerons « surface globale d'insertion », la surface d'insertion (origine ou terminaison) du muscle dans sa totalité, sans tenir compte de la différenciation en faisceaux.

2. La « musculature du squelette viscéral de la tête » comprend les muscles attachés à la mandibule et au squelette hyoïdien, c'est-à-dire aux éléments squelettiques des deux premiers arcs d'origine branchiale. Cette expression n'a qu'un sens topographique et ne tient pas compte de l'origine embryologique des muscles ; en effet, les muscles sous-hyoïdiens, d'origine somatique, n'appartiennent pas à la musculature viscérale et, inversement, les muscles pharyngiens, laryngiens, trapèzes et sterno-cléido-mastoïdiens, d'origine branchiomérique, se trouvent exclus.

Source : MNHN, Paris

A — Plan superficiel.

Masséter.

Le masséter avoisine la peau au travers de laquelle on perçoit ses contractions par simple palpation. Il répond ainsi, par sa face externe, au *platysma* qui le recouvre intimement sur toute sa surface. Toutefois, chez les Ursidés et les Pinnipèdes, une épaisse couche adipeuse [1] s'intercale entre le masséter et le tégument.

Surfaces globales d'insertion (Fig. 3).

Le masséter relie directement l'arcade zygomatique à la branche montante de la mandibule. Il s'ancre solidement au bord inférieur du malaire et de l'apophyse zygomatique du temporal. Cette insertion d'origine (ou insertion proximale, ou supérieure, ou fixe) ne doit pas être limitée au bord tranchant de l'arcade zygomatique car elle empiète toujours sur la face externe de l'arc et le recouvre intégralement en dedans. Le muscle pousse également son attache vers l'avant, débordant largement sur le maxillaire qu'il imprime fortement dans la région comprise entre les molaires supérieures et la suture maxillo-malaire. A cet endroit, on observe généralement une surface rugueuse constituant un excellent repère de la limite musculaire antérieure. Ce trait se retrouve non seulement chez les Canidés (*Otocyon megalotis* excepté) mais également chez les Ursidés, les Félidés, les Viverridés et les Hyénidés. Par contre, chez les Mustélidés, les Procyonidés et les Pinnipèdes, l'insertion maxillaire se réduit sensiblement.

L'insertion terminale (ou insertion distale, ou inférieure, ou mobile) recouvre une grande partie de la surface externe de la branche montante, à l'exclusion de l'apophyse coronoïde. Les limites attribuées dans maintes reconstitutions à l'attache mandibulaire du masséter ne répondent guère aux données anatomiques et débordent généralement sur celles des muscles adjacents. De plus, le masséter contourne les bords inférieur et postérieur de la branche montante pour s'implanter sur l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial. Les faisceaux charnus qui s'enroulent ainsi autour de l'angle mandibulaire constituent la *pars reflexa* de Tullberg. Fort intéressante du point de vue fonctionnel, cette sangle musculaire rappelle celle décrite par Zlabek (1938) chez les Insectivores (elle ne possède, par contre, ni les mêmes rapports, ni la même constitution que celle des Lémuriens). Particulièrement développée chez les Félidés, les Hyénidés et les Ursidés, elle peut représenter jusqu'à la moitié du volume du muscle et est, par conséquent, beaucoup plus puissante que les couches internes qui se jettent dans la fosse massétérine ; malheureusement, comme elle ne se termine pas sur la mandibule mais sur le ptérygoïdien médial, on ne peut espérer retrouver sa trace sur le squelette. Il paraît dans ces conditions bien téméraire d'apprécier le volume ou la puissance que pouvait avoir la *pars reflexa*, et par suite le masséter, chez un Carnivore fossile.

Au niveau de l'articulation des mâchoires, aucune fibre musculaire ne s'implante sur l'apophyse condylienne ; cette dernière n'entre jamais dans la constitution de l'aire d'insertion mobile du masséter. Cela ne veut pas dire que l'articulation temporo-mandibulaire soit elle-même libre de toute attache. Schumacher (1961) a signalé, chez le Loup, l'implantation de quelques faisceaux charnus sur la capsule et le ligament latéral externe, disposition que nous avons vérifiée au cours de nos dissections non seulement chez les Canidés mais chez tous les Fissipèdes. Nous avons constaté d'autre part l'insertion sur le ménisque articulaire, et à travers la capsule, de fibres tendineuses issues du masséter profond.

Rapports avec les organes voisins.

Le masséter est revêtu par une aponévrose mince mais résistante : l'aponévrose parotido-massétérine. En haut, ce fascia [2] recouvre l'arcade zygomatique en adhérant intimement au périoste ; ses fibres s'épanouissent et se mêlent à celles de l'aponévrose d'enveloppe du temporal. En bas, la majorité des fibres se fixent sur le bord inférieur de la mandibule ; les autres tissent une fine membrane qui revêt le digastrique et le mylo-hyoïdien puis se prolonge dans le conduit laryngien. En avant, le fascia se dissocie ; certaines fibres s'attachent au bord antérieur du coroné, quelques unes se perdent dans la

1. Cette couche hypodermique atteint 60 mm chez *Mirounga leonina* (maximum d'épaisseur que nous ayons rencontré dans nos dissections).

2. On ne doit pas confondre cette aponévrose d'enveloppe (Fascia des auteurs germaniques) avec l'aponévrose superficielle de constitution (Schenspiegel).

Source : MNHN, Paris

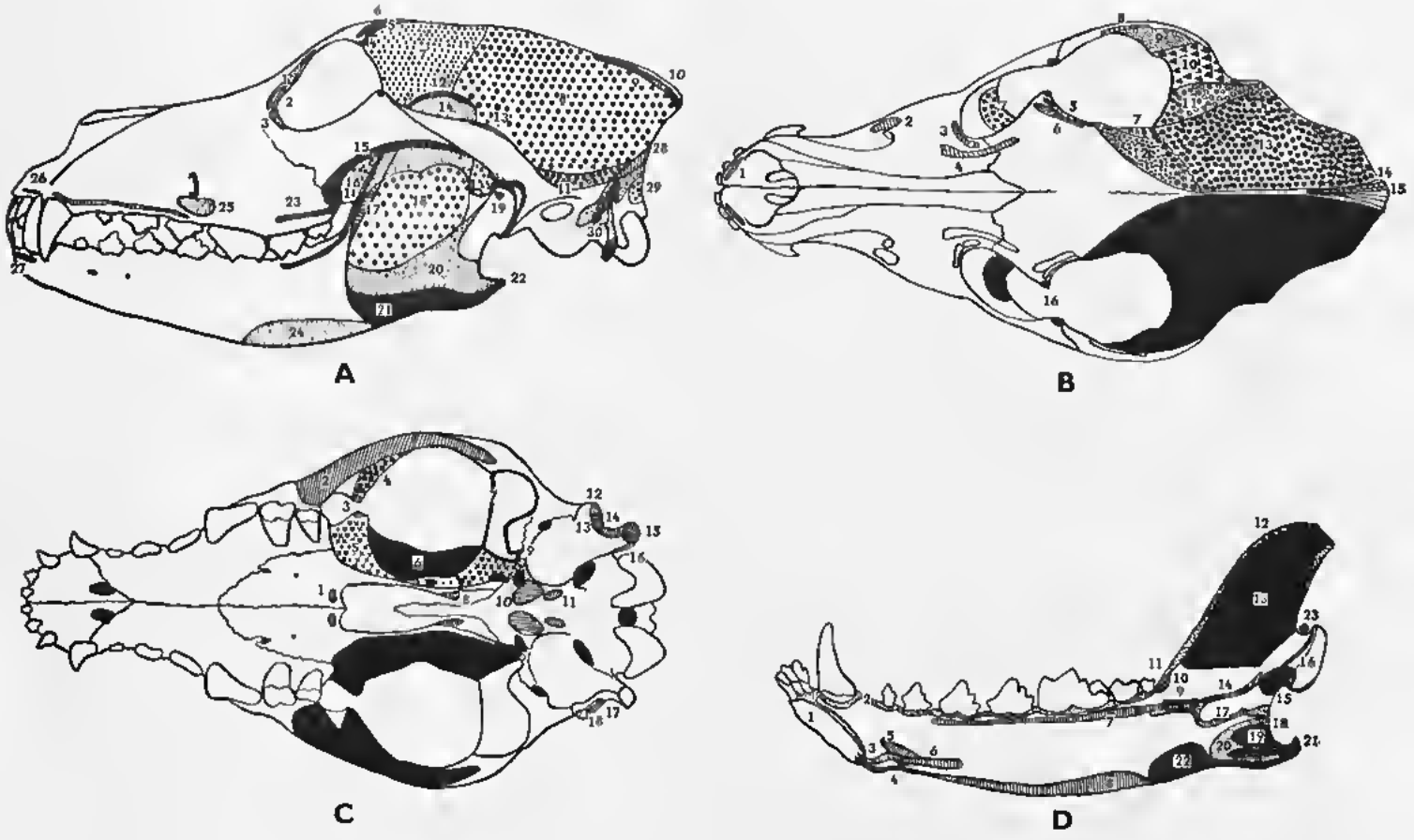


FIG. 3. — *Insertions musculaires crâniennes et faciales chez Canis familiaris.*

A. Vue latérale du crâne, du massif facial et de la mandibule. 1, Aponévrose du *naso-labialis*; 2, *Orbicularis oculi*; 3, *Sphincter colli profundus, pars palpebralis*; 4, ligament rétro-orbitaire; 5, *Frontalis, pars orbitalis*; 6, *Frontalis, pars auricularis*; 7, *Temporalis, pars orbitalis*; 8, *Temporalis, pars temporalis*; 9, *Cervico-auricularis anterior*; 10, *Occipitalis*; 11, *Zygomatico-mandibularis*; 12, Tendon du temporal; 13, *Zygomatico-auricularis*; 14, *Pars temporalis, lamina prima*; 15, *Masseter superficialis*; 16, *Pterygoideus medialis*; 17; *Zygomatico-et maxillo mandibularis*; 18, *Masseter profundus*; 19, Ligament latéral externe; 20, *Masseter intermedius*; 21, *Masseter superficialis*; 22, Ligament méato-angulaire; 23, *Buccinator*; 24, *Digastricus*; 25, *Dilatator nasi*; 26 et 27, *Buccinator, pars intermaxillaris* (Incisifs supérieur et inférieur); 28, *Complexus*; 29, *Rectus capitis*; 30, *Sterno-cephalicus.*

B. Vue supérieure du crâne et du massif facial. 1, *Buccinator, pars inter-maxillaris* (Incisif supérieur); 2, *Dilatator nasi* (releveur propre de la lèvre supérieure) et *maxillo-labialis* (canin); 3, *Orbicularis oculi* (orbiculaire des paupières) et *sphincter colli profundus, pars palpebralis* (malaire); 4, aponévrose du *naso-labialis* (releveur naso-labial); 5, *Fronto-scutularis* ou *frontalis, pars orbitalis* (fronto-scutulaire); 6, *Frontalis, pars auricularis* (frontal); 7, *Pterygoideus medialis*; 8, *Zygomatico-auricularis*; 9, *Maxillo-mandibularis*; 10, *Zygomatico-mandibularis*; 11, Couche externe de la *pars temporalis*; 12, *Pars orbitalis* du temporal; 13, Couche interne de la *pars temporalis*; 14, *Cervico-auricularis anterior* (pariéto-scutulaire) et *cervico-auricularis posterior* (cervico-scutulaire); 15, *Occipitalis*; 16, ligament rétro-orbitaire.

C. Vue inférieure du crâne et du massif facial. 1, *Uvulae* (palato-staphylin); 2, *Masseter superficialis* et *m. intermedius*; 3, *Ligamentum meato-angulare*; 4, *M. maxillo-mandibularis*; 5, *Pterygoideus medialis*; 6, *Temporalis*; 7, Capsule de l'articulation temporo-mandibulaire; 8, *Constrictor pharyngis* (ptérygo-pharyngien); 9, *Levator veli palatini* (péristaphylin interne) et *tensor veli palatini* (péristaphylin externe); 10, *Longus capitis*; 11, *Rectus capitis anterior*; 12, *Sterna-cephalicus*; 13, *Splenius capitis*; 14, *Brachio-cephalicus*; 15, *Digastricus, venter posterior*; 16, *Rectus capitis lateralis*; 17, *Longissimus capitis* (= petit complexus).

(Sur A et B, en pointillé et hachuré : détail des insertions; en noir : surfaces globales d'insertions de la musculature masticatrice).

D. Insertions musculo-aponévrotiques de la face mandibulaire interne. 1, Symphyse; 2, Fibro-muqueuse gingivale; 3, Prolongement fibreux du génio-glosse et du génio-hyoïdien. 4, Prolongement fibreux du digastrique; 5, Génio-glosse; 6, Génio-hyoïdien; 7, Mylo-hyoïdien; 8, Ventre antérieur du digastrique; 9, Expansion falciforme de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne; 10, Buccinateur; 11, Insertion de la *pars orbitalis* du temporal sur le trigone rétro-molaire; 12, Tendon du temporal; 13, Chef profond de la *pars temporalis*; 14, Lame vasculaire; 15, Ptérygoïdien latéral; 16, Capsule articulaire; 17, Aponévrose inter-ptérygoïdienne; 18, Lame profonde; 19, Lame intermédiaire; 20, Lame recouvrante et feuillet antérieur réfléchi de l'armature aponévrotique mobile du ptérygoïdien médial; 21, Ligament méato-angulaire; 22, *Pars reflexa* massétérine; 23, Nerf massétérin.

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

trame conjonctive des muscles peauciers. En arrière enfin, l'aponévrose se clive en plusieurs feuillets qui enveloppent les glandes parotide et sous-maxillaire.

Par sa face externe, le masséter répond au *platysma* ; il entre d'autre part en rapport avec :

— le *grand zygomatique* (auriculo-labial de HUBER), long ruban charnu — reliant le *scutulum* à la commissure labiale — plaqué contre l'aponévrose parotido-massétérine ;

— le *sphincter colli profundus* (*pars intermedia* et *pars palpebralis*) dissocié en fascicules allongés, disposés en éventail autour du masséter et du digastrique ;

— le *plexus nerveux sous-zygomatique* formé essentiellement par les rameaux de la branche malaire (ou parotidienne) du nerf auriculo-temporal et du rameau bucco-labial (ou branche antérieure moyenne) du facial. Les filets trigéminaux et faciaux croisent, d'arrière en avant, la surface massétérine puis se divisent en multiples ramuscules pour le tégument, les vibrisses et les peauciers de la sangle jugo-labiale. Le plexus [1], facilement décolable de l'aponévrose parotido-massétérine, se situe toujours entre l'arcade zygomatique et le canal de STÉNON;

— le *rameau zygomatico-orbitaire du facial*, au niveau de son angle postéro-supérieur ;

— le *rameau bucco-labial inférieur du facial*, tout au long de son bord ventral ;

— le *canal de* STÉNON [2], qui le croise suivant une ligne légèrement oblique en haut et en avant, en cheminant dans un dédoublement de l'aponévrose parotido-massétérine ; chez la plupart des Carnivores disséqués, ce canal était accompagné de glandules parotidiennes surnuméraires et adhérentes au fascia ;

— l'*artère sous-zygomatique* (rameau massétérin du tronc artériel superficiel), vaisseau ténu au parcours sinueux qui file vers l'avant en se divisant en plusieurs artérioles anastomosées entre elles ainsi qu'avec les artères faciale et maxillaire externe.

***

Par suite de sa très nette obliquité vers l'avant, le masséter répond par sa face profonde au buccinateur ; mais, contrairement à ce que l'on observe chez la plupart des Mammifères, le plan jugal superficiel de ce dernier (ou m. bucco-labial d'ELLENBERGER et BAUM) se situe dans sa totalité en avant du masséter, perdant tout contact avec lui ; seul, son plan profond (ou m. molaire d'ELLENBERGER et BAUM) est recouvert presque complètement. En outre, chez les Carnivores, les faisceaux massétérins antérieurs perdent leurs rapports avec les glandes molaires qui se répartissent en effet en deux groupes : les *glandes molaires antérieures*, aux lobules épars, emmurées entre le buccinateur et la muqueuse buccale, et les *glandes molaires postérieures*, situées en dedans de l'arcade zygomatique.

***

La veine faciale superficielle — née de la réunion de la veine dorsale du nez et de la veine angulaire de l'œil — longe le bord antérieur du masséter après avoir reçu la veine labiale supérieure. Au cours de ce trajet, elle se glisse sous le grand zygomatique et s'unit à la veine faciale profonde venue de la fosse sphéno-palatine, donnant ainsi naissance à la veine faciale commune. Cette dernière croise le canal de STÉNON (en dedans), le nerf buccal supérieur puis l'artère faciale (en dehors) ; changeant de direction, elle reçoit la veine labiale inférieure et se porte vers le cou en longeant le bord inférieur du masséter. Elle prend alors le nom de veine maxillaire externe et s'éloigne du masséter pour former, avec la veine maxillaire interne, la veine jugulaire externe.

Ventralement, le masséter s'accole aussi au faisceau antérieur du digastrique ; toutefois, chez les Carnivores possédant une mandibule fortement coudée (divers Canidés et Procyonidés) ou pourvue d'un lobe sub-angulaire d'HUXLEY (*Otocyon megalotis*), le digastrique sous-tend partiellement la *pars reflexa*. Le masséter entre également en rapport, à ce niveau, avec les ganglions lymphatiques sublinguaux [3], au nombre de trois à cinq, placés entre l'angle musculaire postéro-inférieur et la glande

1. Principalement constitué par le rameau bucco-labial, l'auriculo-temporal lui fournissant seulement un ou deux filets anastomotiques courts et grêles.

2. Ce canal prend son origine apparente au niveau des lobules les plus antérieurs de la parotide et déverse son contenu au niveau des arrière-molaires supérieures après avoir perforé le buccinateur et la muqueuse jugale.

3. Collectant la lymphe de la région céphalique inférieure et se drainant dans le groupe ganglionnaire rétro-pharyngien.

Source : MNHN, Paris

sous-maxillaire ; celle-ci, plus volumineuse que la parotide, située à la confluence des veines glosso-faciale et jugulaire, empiète fréquemment sur le masséter.

***

Postérieurement, le masséter adhère à la parotide[1], insinuée en coin entre son bord postérieur et l'aile de l'atlas.

Le ganglion lymphatique parotidien[2], appliqué au masséter, est généralement masqué dans sa moitié postérieure par la parotide.

Temporal.

De texture penniforme, le temporal prend son maximum de puissance chez les Carnivores. Il relie directement la surface exocranienne à l'apophyse coronoïde. Fréquemment, les deux temporaux constituent un véritable casque musculaire qui cravate transversalement la boîte cranienne.

Surfaces globales d'insertion.

L'insertion craniale (origine) se repère facilement sur le squelette. Le temporal naît dans toute l'étendue de la fosse pariéto-temporale limitée : *en haut*, par la crête sagittale ; *en avant*, par la crête frontale et le ligament rétro-orbitaire (cordon fibreux qui relie l'apophyse orbitaire du frontal à l'éperon orbitaire du malaire) ; *en bas* et *en avant*, par la ligne orbito-temporale joignant l'apophyse orbitaire du frontal à la racine transverse de l'arcade zygomatique ; *en bas*, par la face supérieure de cette racine creusée en gouttière ; *en arrière*, par la crête occipitale reliant la protubérance occipitale externe à l'apophyse mastoïde[3]. Le temporal s'insère donc sur les os du crâne suivants : *frontal* (facette triangulaire située en arrière de l'orbite et de l'apophyse orbitaire, en avant du pariétal et au-dessous de la crête sagittale), *pariétal* (toute la surface exocranienne), *temporal* (toute l'étendue de l'écaille), *sphénoïde* (angle supéro-postérieur de la facette exocranienne de l'alisphénoïde) ; il empiète vers l'arrière sur l'occipital, au niveau de l'apophyse interpariétale de l'occiput et, plus discrètement, de la protubérance occipitale externe.

On ne peut qu'être frappé par l'extension du champ d'insertion fixe du temporal chez les Carnivores ; ce caractère a d'ailleurs retenu l'attention des morphogénistes s'intéressant aux problèmes de mécanomorphose (Anthony, 1902 et 1923 ; Toldt, 1905 ; Pietkiewicz, 1909).

Fréquemment, les deux surfaces temporales d'insertion, droite et gauche, se rejoignent au faîte du crâne en formant une crête sagittale externe dressée à la limite des deux muscles symétriques. Corrélativement, les aponévroses superficielles de chacun d'eux fusionnent en une cloison épaisse prolongeant cette crête vers le haut. Ces formations s'affirment progressivement avec l'âge, davantage chez les mâles que chez les femelles ; elles font toujours défaut chez le fœtus et chez le jeune ; lorsqu'elles sont absentes, une surface lisse dite « surface interpariétale » court, d'avant en arrière, sur le sommet du crâne, du frontal jusqu'à l'occipital; deux crêtes rugueuses, les crêtes pariétales, la limitent de chaque côté.

***

A l'inverse de l'insertion craniale, l'attache mandibulaire est relativement réduite (nous retrouverons ce même trait avec le ptérygoïdien médial). Le temporal se fixe essentiellement sur l'apophyse coronoïde ; l'insertion est d'ailleurs asymétrique, descendant beaucoup plus bas sur la face interne et le bord antérieur de l'apophyse que sur sa face externe. En dehors, le muscle recouvre le quart (ou au plus le tiers) supérieur du coroné. Par contre, en dedans, il pousse ses fibres extrêmes jusqu'au plan d'occlusion. Il est tout à fait remarquable de constater, chez la majorité des Carnivores, l'alignement sur une

1. La base de la glande, divisée en deux lobes antérieur et postérieur, se moule contre la charpente cartilagineuse de l'oreille externe ; sa pointe inférieure, atteint la glande sous-maxillaire.

2. Collectant la lymphe des régions parotidienne, auriculaire et massétérine ; ses efférents se déversent dans le groupe ganglionnaire rétro-pharyngien.

3. La crête mastoïdienne est indemne d'attaches temporales.

Source : MNHN, Paris

même horizontale : du centre du condyle, de l'attache du ptérygoïdien latéral, de la limite inférieure de l'insertion du temporal, de la surface triturante des rétro-carnassières et du talonide de la carnassière inférieure, enfin des bords incisifs.

Vers l'avant, le temporal forme un véritable pilier musculo-tendineux, perpendiculaire au plan d'occlusion, et s'implante tout au long de la lèvre interne du bord antérieur de l'apophyse coronoïde (du sommet coronoïdien jusqu'au trigone rétro-molaire). Aucune fibre ne se fixe sur le croissant situé entre l'échancrure sigmoïde et l'attache du ptérygoïdien latéral.

Rapports avec les organes voisins.

Les muscles peauciers rétro-auriculaires, immédiatement sous-jacents au tégument, recouvrent les temporaux. Une tunique fibreuse résistante, l'aponévrose temporale, délimite avec l'arcade zygomatique et la fosse pariéto-temporale, la loge musculaire. Ce fascia relie la crête sagittale au bord supérieur de l'arcade zygomatique. Il s'étend, d'avant en arrière, des apophyses orbitaires du frontal et du malaire, réunies par le ligament rétro-orbitaire, à la crête occipitale. L'aponévrose temporale envoie un prolongement digité dans l'aponévrose épicranienne avec laquelle elle se confond antérieurement.

Par sa face externe, le temporal entre également en rapport avec l'auriculo-labial (entre le *scutulum* et l'arcade zygomatique), ainsi qu'avec la plupart des constituants de la musculature de l'oreille externe. Les muscles auriculaires s'étalent plus ou moins,suivant les espèces, sur le temporal au-dessus et en avant du conduit auditif externe. Étant donnée leur grande variabilité, nous ne systématiserons pas ces rapports, mais indiquerons simplement que parmi les muscles extrinsèques du pavillon les cervico-auriculaires profond et moyen se plaquent constamment sur le temporal et adhèrent à son aponévrose d'enveloppe ; quant au muscle frontal, il s'unit toujours à son homonyme, chevauchant par conséquent les deux temporaux dans la région comprise entre les cartilages scutellaires.

La face superficielle du temporal répond, d'autre part :

— aux rameaux temporal et zygomatique de la branche dorsale du nerf facial (ou nerf zygomatico-temporal d'Ellenberger et Baum) ;

— à la branche temporale du nerf auriculo-temporal ;

— aux artères zygomatico-orbitaire et auriculaire antérieure, branches de l'artère temporale superficielle, collatérale de la maxillaire interne ;

— aux veines zygomatico-orbitaire et auriculaire antérieure qui se réunissent pour former la veine temporale superficielle, l'un des principaux affluents de la maxillaire interne.

***

Par sa face profonde, le temporal remplit complètement la fosse pariéto-temporale ; à ce niveau, il recouvre le nerf temporal et l'artère ophtalmique. Au-dessous de son aire d'origine, il entre en rapport avec le *retractor bulbi* (muscle choanoïde) vers l'avant, le ptérygoïdien médial en dedans et en bas, l'apophyse coronoïde en dehors et en haut, le ptérygoïdien latéral à mi-hauteur et en arrière. Le temporal s'accole dans sa partie la plus antérieure au ligament rétro-orbitaire et atteint postérieurement le sterno-cléido-mastoïdien et le tendon du *splenius capitis*.

B — Plan profond.

Ptérygoïdien médial.

Situé en dedans de la branche montante de la mandibule, à l'opposé du masséter, le ptérygoïdien médial relie plusieurs os du crâne et du massif facial à l'apophyse angulaire de la mandibule. Une grande confusion existe au sujet des rapports de ce muscle avec le squelette, tant en ce qui concerne l'insertion fixe que l'attache mobile. La variété des opinions exprimées à ce sujet pourrait laisser croire que les connexions osseuses sont soumises à de grandes variations. Il semble en réalité que les divergences d'interprétation tiennent essentiellement à deux faits : la confusion des deux ptérygoïdiens en un seul muscle, d'une part, la technique de dissection non appropriée à l'étude de la région interptérygoïdienne, d'autre part.

Source : MNHN, Paris

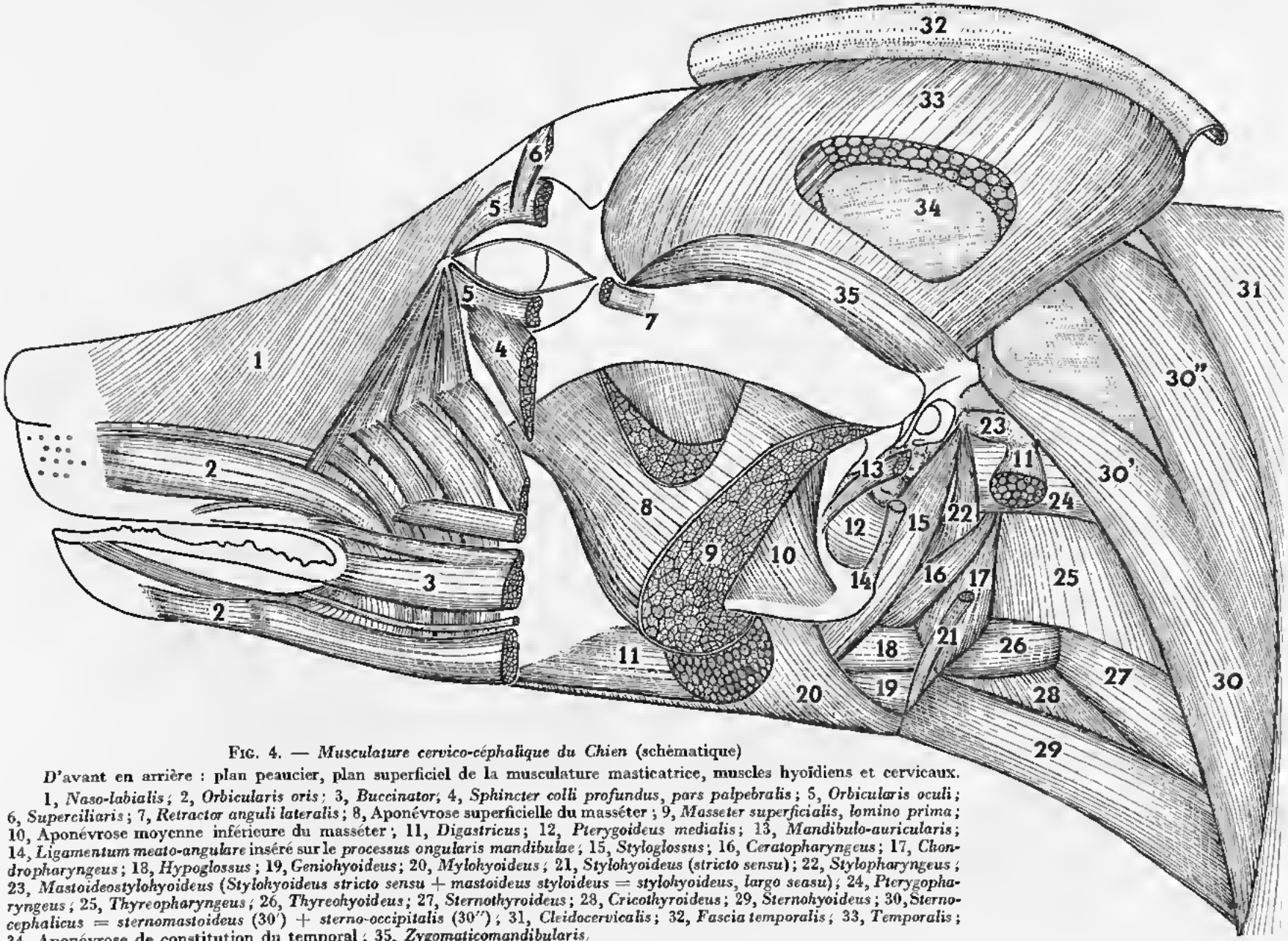


FIG. 4. — *Musculature cervico-céphalique du Chien* (schématique)

D'avant en arrière : plan peaucier, plan superficiel de la musculature masticatrice, muscles hyoïdiens et cervicaux.

1, *Naso-labialis*; 2, *Orbicularis oris*; 3, *Buccinator*; 4, *Sphincter colli profundus, pars palpebralis*; 5, *Orbicularis oculi*; 6, *Superciliaris*; 7, *Retractor anguli lateralis*; 8, Aponévrose superficielle du masséter; 9, *Masseter superficialis, lomino prima*; 10, Aponévrose moyenne inférieure du masséter; 11, *Digastricus*; 12, *Pterygoideus medialis*; 13, *Mandibulo-auricularis*; 14, *Ligamentum meato-angulare* inséré sur le *processus angularis mandibulae*; 15, *Styloglossus*; 16, *Ceratopharyngeus*; 17, *Chondropharyngeus*; 18, *Hypoglossus*; 19, *Geniohyoideus*; 20, *Mylohyoideus*; 21, *Stylohyoideus* (*stricto sensu*); 22, *Stylopharyngeus*; 23, *Mastoideostylohyoideus* (*Stylohyoideus stricto sensu* + *mastoideus styloideus* = *stylohyoideus, largo seasu*); 24, *Pterygopharyngeus*; 25, *Thyreopharyngeus*; 26, *Thyreohyoideus*; 27, *Sternothyroideus*; 28, *Cricothyroideus*; 29, *Sternohyoideus*; 30, *Sternocephalicus* = *sternomastoideus* (30') + *sterno-occipitalis* (30"); 31, *Cleidocervicalis*; 32, *Fascia temporalis*; 33, *Temporalis*; 34, Aponévrose de constitution du temporal; 35, *Zygomaticomandibularis*.

Source : MNHN, Paris

Acceptant une affirmation de CHAUVEAU, ARLOING et LESBRE (1903) : « chez les Carnivores, il n'existe qu'un seul muscle ptérygoïdien, l'externe faisant défaut comme chez les Ruminants », la majorité des auteurs ont confondu les insertions des ptérygoïdiens médial et latéral (qui tous deux existent néanmoins), ainsi d'ailleurs que celles de certains faisceaux du temporal et de diverses aponévroses de la région interptérygoïdienne.

La dissection du ptérygoïdien médial doit être accomplie suivant une technique spéciale qui nécessite la résection progressive au bistouri des différentes couches charnues et des tendons plats de l'armature aponévrotique intra-musculaire. Cette opération, assez délicate et très différente de la méthode de dissection classique (par écartement et dilacération), n'a été mise au point que récemment. Deux analyses préparatoires ont permis ce progrès ; tout d'abord, l'étude attentive de la région inter-ptérygoïdienne due à HOVELACQUE et VIRENQUE (1918), laquelle, en dépit de sa rigueur, n'a guère retenu l'attention ; ensuite, l'examen de la structure macroscopique des muscles ptérygoïdiens et de leur innervation (SCHUMACHER, 1961 ; GASPARD, 1964). Les descriptions sommaires qui ne se fondent point sur l'analyse de la texture des ptérygoïdiens conduisent soit à une représentation fausse des rapports topographiques, soit à la négation arbitraire du ptérygoïdien latéral ; elles doivent, sans aucun doute, être abandonnées.

Surfaces globales d'insertion.

De forme trapézoïdale, à grande base supéro-interne et petite base inféro-externe, le ptérygoïdien médial relie le massif facial et le crâne à l'angle de la mandibule. Le muscle naît des fosses maxillaire, sphéno-palatine et ptérygo-palatine, placées au-dessous des fosses oculaire et infra-temporale. Les os qui entrent dans la constitution de la surface d'insertion variant en forme et en dimension d'une famille à l'autre, nous délimiterons l'origine à partir des orifices et des crêtes osseuses les plus constants.

L'origine du ptérygoïdien médial est limitée par une ligne partant de l'épine osseuse située en arrière et légèrement au-dessus de l'échancrure maxillaire (orifice d'entrée du canal sous-orbitaire livrant passage au nerf maxillaire supérieur), sur le segment joignant l'orifice supérieur du canal lacrymal aux trous palatin postérieur (pour les veine et artère palatines majeures) et palato-nasal (pour le nerf nasal postérieur et l'artère sphéno-palatine), immédiatement au-dessous de la suture maxillo-unguéale. Elle se poursuit postérieurement par la crête orbitaire ventrale.

Au-dessus du trou optique, cette ligne change brusquement de direction, descend verticalement, puis par un nouveau trajet se dirige horizontalement vers l'arrière en divisant la fosse ptérygo-palatine en deux moitiés supérieure et inférieure. Près du bord postérieur de la lame naso-pharyngienne, elle se coude pour la troisième fois à angle droit, se portant à nouveau verticalement en direction de l'ouverture commune[1] du trou grand rond et de l'orifice antérieur du conduit ptérygoïdien d'où émerge le nerf maxillaire supérieur.

Ayant ainsi rejoint la crête orbitaire ventrale, la limite supérieure de l'insertion d'origine atteint le bord antérieur de la bulle auditive après être passée sous l'orifice postérieur du conduit ptérygoïdien, puis l'orifice commun des trous ovale (pour le nerf maxillaire inférieur et l'artère petite méningée) et petit rond (pour le rameau récurrent méningé du maxillaire inférieur, l'artère et les veines méningées moyennes), aboutissant en dehors du trou carotidien antérieur (pour la carotide interne), juste à l'aplomb de l'orifice de la trompe d'Eustache.

Toute la surface osseuse située au-dessous de la ligne que nous venons de décrire constitue le champ d'insertion fixe du ptérygoïdien médial, à l'exclusion toutefois du crochet ptérygoïdien et de la crête ptérygo-palatine qui ne donnent naissance à aucun fascicule musculo-aponévrotique.

Les fibres ptérygoïdiennes s'implantent donc, d'avant en arrière : sur le maxillaire (au niveau de la fosse maxillaire), entre les sutures maxillo-malaire et maxillo-palatine, sur la face latérale du palatin et la moitié (ou les trois-quarts) inférieure de la surface externe de l'orbito-sphénoïde (au niveau de la fosse sphéno-palatine), sur la moitié inférieure de l'apophyse ptérygoïde et l'os ptérygoïdien. Elles se continuent, par l'intermédiaire d'une bandelette tendineuse, jusqu'à la bulle auditive. Contrairement à l'affirmation reprise constamment dans les Traités et la plupart des Monographies, il n'existe point de véritable « fosse » ptérygoïde chez les Carnivores mais simplement une incisure que vous avons nommée : *encoche ptérygoïde* (1964).

1. Les deux orifices sont parfois distincts, notamment chez les Canidés.

Source : MNHN, Paris

*
* *

A l'inverse de l'insertion fixe, l'insertion mobile du ptérygoïdien médial est beaucoup plus réduite chez les Carnivores que chez les autres Mammifères. Située sur la face profonde de l'apophyse angulaire, elle comprend deux dépressions oblongues (séparées par une crête longitudinale tranchante) et la surface guillochée qui les précède. L'attache mobile se prolonge, vers l'arrière et le haut, sur le ligament méato-angulaire ; à ce niveau, le ptérygoïdien médial et la *pars reflexa* du masséter échangent un contingent plus ou moins important de fibres charnues.

L'insertion ptérygoïdienne est nettement séparée de celle du temporal et toujours indépendante de l'attache inférieure de l'aponévrose interptérygoïdienne d'Hovelacque et Virenque qui se fixe sur la face interne de la branche montante, suivant une ligne qui part du milieu du bord postérieur de la mandibule, passe sous l'échancrure dentaire, file en direction du bord postérieur du mylo-hyoïdien, le contourne en se redressant et se termine entre la face supéro-interne de ce dernier et la crête d'insertion coronoïdienne inférieure du temporal.

Après avoir décrit l'origine et la terminaison du ptérygoïdien médial, nous compléterons l'étude de ses rapports en montrant comment il participe à la constitution des cavités orbitaire et naso-pharyngienne.

Chez les Carnivores, la cavité orbitaire reste ouverte vers l'arrière et le bas. Dans ces conditions, les deux fosses temporale et ptérygo-maxillaire [1] confluent avec la cavité orbitaire [2]. Cependant, si cette intercommunication s'observe sur le squelette, elle n'existe pas chez le vivant. Le ptérygoïdien médial traverse d'un seul jet, d'arrière en avant, de bas en haut et légèrement de dehors en dedans, la fosse précédente et la subdivise incomplètement en trois secteurs dont chacun correspond à peu près à l'une des trois régions décrites en Anatomie humaine, les vides étant d'autre part comblés par le temporal, le ptérygoïdien latéral et le masséter.

On peut donc dire que le ptérygoïdien médial entre dans la constitution de la cavité orbitaire dont il représente le plancher. Il occupe ainsi l'espace circonscrit par la face interne de l'apophyse coronoïde, la tubérosité du maxillaire, le palatin et le sphénoïde. L'orbite, divisé en une partie osseuse, la fosse orbitaire proprement dite, et une partie fibreuse, la gaine oculaire, est tapissée par la capsule de Tenon (ou aponévrose péri-oculaire). La gaine oculaire (de nature fibro-aponévrotique), qui isole le globe oculaire et ses annexes de la fosse temporale, est soutenue non seulement par le temporal mais aussi par le ptérygoïdien médial, soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire de la glande orbitaire et du coussinet adipeux rétro-orbitaire.

Les ptérygoïdiens médiaux apparaissent enfin comme des constituants importants (quoique situés plus profondément que les muscles du pharynx) du canal naso-pharyngien dont ils forment les deux murs latéraux doublant, puis prolongeant vers le bas, les lames osseuses ptérygoïdiennes. Les ptérygoïdiens médiaux se présentent ainsi comme deux contreforts situés à droite et à gauche du carrefour aéro-digestif.

Rapports avec les organes voisins.

Le ptérygoïdien médial recouvre les muscles ptérygo-pharyngien, pharyngo-staphylin, palato-staphylin, péristaphylins externe et interne, les piliers du voile du palais et les glandes vélaires [3]. Il ne s'applique que partiellement sur la glande sub-linguale. Sur la face interne du muscle cheminent les branches du nerf glosso-pharyngien, les artères et les veines maxillaires externes.

Par sa face externe, le ptérygoïdien médial entre en rapport avec le *retractor bulbi*, le faisceau profond du temporal et la glande orbitaire [4]. Plusieurs vaisseaux et nerfs sillonnent le muscle à cet endroit : la branche terminale de l'artère maxillaire interne ; les artères buccale, alvéolaire inférieure et buccinatrice ; les nerfs buccinateur, alvéolaires inférieurs, ptérygoïdien, maxillaire supérieur et lingual.

Enfin, près de sa terminaison mandibulaire, le ptérygoïdien médial entre en rapport avec la glande

1. Ou fosse zygomatique de l'Anatomie humaine. Les deux fosses temporale et ptérygo-maxillaire représentent, d'autre part, la fosse sphéno-palatine de l'Anatomie vétérinaire, dite parfois « région des hiatus » (hiatus maxillaire et hiatus sphénoïdal).

2. Il n'est donc pas possible de distinguer, chez les Carnivores, un arrière-fond à la fosse ptérygo-maxillaire.

3. Cela confirme les observations de Winckler (1931).

4. De par sa situation aberrante, cette glande peut être interprétée comme une glande molaire refoulée en dehors de la gaine oculaire ou comme une glande staphyline erratique (Beaufrère, 1946).

Source : MNHN, Paris

sous-maxillaire et les muscles digastrique et mylo-hyoïdien. Il échange, comme nous l'avons déjà constaté plus haut, de nombreuses fibres avec la *pars reflexa* massétérine.

Ptérygoïdien latéral.

Les rapports du ptérygoïdien latéral n'ont pas été définis avec précision jusqu'à présent chez les Mammifères (à l'exception de l'Homme). Ellenberger et Baum (1894), Hovelacque et Virenque (1913), Schumacher (1962), Miller, Christensen et Evans (1964), Gil et Grant (1965) et Barone (1966) semblent les seuls à avoir attribué une limite nette aux insertions ptérygoïdiennes, sans recourir aux descriptions traditionnelles, habilement ambiguës. Malheureusement, les interprétations proposées par ces auteurs sont très divergentes. Nous serons donc conduit à reprendre complètement le problème des insertions du ptérygoïdien latéral.

Les rapports avec les organes voisins n'ont fait l'objet, jusqu'à présent, que d'une seule analyse due à Hovelacque et Virenque (1913). Nos dissections, portant sur l'ensemble des Carnivores, confirment en tous points les résultats obtenus par ces auteurs chez le Chien et le Chat.

Surfaces globales d'insertion.

Contrairement à ce qu'affirment Chauveau, Arloing et Lesbre (1903), Montané, Bourdelle et Bressou (1953), les ptérygoïdiens latéral et médial ne possèdent jamais, chez les Carnivores[1], d'insertion commune. Toutefois, l'attache fixe du ptérygoïdien latéral dessine une enclave dans celle du ptérygoïdien médial. Les origines de ce dernier encadrent en avant, en bas et en arrière, celle du premier. Quel que soit le Carnivore que l'on considère, l'origine du ptérygoïdien latéral siège sur l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, au-dessous de la crête orbitaire ventrale, la limite antérieure se situant à l'aplomb du trou optique, la limite postérieure au niveau de l'orifice antérieur du conduit ptérygoïdien. La surface d'insertion se trouve, par conséquent, au-dessous de la fente sphénoïdale qui livre passage aux nerfs moteur oculaire commun, moteur oculaire externe, pathétique et aux rameaux frontal, nasal et lacrymal de la branche ophtalmique du trijumeau.

L'étude des connexions squelettiques du ptérygoïdien latéral apporte quelque lumière sur l'homologation des constituants de la lame naso-pharyngienne des Carnivores. Cette dernière, parasagittale, constituant la paroi osseuse du canal naso-pharyngien, comprend trois éléments intimement soudés : la lame verticale du palatin en avant, l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde en arrière et en dehors, l'os ptérygoïdien en arrière et en dedans. L'origine du ptérygoïdien latéral recouvre la petite écaille papyracée répondant à la moitié supérieure de l'os ptérygoïdien et limitée vers le bas par une crête rugueuse parallèle à la crête orbitaire ventrale. D'après les connexions, l'apophyse ptérygoïde d'Hovelacque et Virenque, qui se détache de la grande aile du sphénoïde et reçoit exclusivement des fibres du ptérygoïdien latéral, représente seulement l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde des Primates ; le bord inférieur de cette dernière reste à distance du bord libre de la lame naso-pharyngienne ; par suite de ce décalage, la face externe de l'os ptérygoïdien devient partiellement visible; il en ressort que cette lame osseuse peut être tenue pour homologue de l'aile interne de l'apophyse ptérygoïde. Cette interprétation se trouve corroborée par les faits suivants : l'os ptérygoïdien porte le crochet (ou *hamulus*) et reçoit les fibres du ptérygoïdien médial ; de plus, cet os double vers l'intérieur l'aile externe en s'appliquant intimement à elle. C'est pourquoi nous avons affirmé précédemment l'absence de fosse ptérygoïde chez les Carnivores. Ce qu'Ellenberger et Baum (et à leur suite pratiquement tous les anatomistes vétérinaires) ont considéré comme une « fosse ptérygoïde » n'est donc en réalité que l'encoche formée par la lame interne et le ressaut dû à un épaississement inconstant du bord inférieur de l'aile externe.

En définitive, chez les Carnivores, l'attache fixe du ptérygoïdien latéral se limite à la face externe de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde. Nous nous sommes appliqué à repérer les limites de cette origine dans toutes les familles et nous avons été surpris de constater que cette règle ne souffre pratiquement aucune exception, tant chez les Fissipèdes que chez les Pinnipèdes. Nos observations s'accordent évidemment fort mal avec les opinions émises jusqu'à présent sur ce sujet. Néanmoins, nous pensons pouvoir affirmer que le ptérygoïdien latéral ne s'insère jamais sur l'os ptérygoïdien, c'est-à-dire sur l'aile interne de l'apophyse ptérygoïde.

1. Il en va de même chez la plupart des Mammifères y compris, contrairement à l'opinion traditionnelle, les Ruminants.

Source : MNHN, Paris

***

En dehors, le ptérygoïdien latéral se termine sur la mandibule ; cette insertion se fait sur un champ quadrilatère qui occupe le tiers postérieur de la branche montante, juste au-dessous de l'apophyse condylienne et de l'incisure sigmoïde. L'attache n'empiète pas sur le condyle et, contrairement à l'opinion d'Ellenberger et Baum, ne rejoint jamais, vers le bas, l'apophyse angulaire.

Rapports avec les organes voisins.

Tronconique (légèrement aplati de haut en bas) à base interne ptérygoïdienne et base externe mandibulaire, le ptérygoïdien latéral s'accole à la base du crâne. Il répond ainsi, par ses faces interne et supérieure, tout d'abord à l'alisphénoïde, puis à l'écaille du temporal, au niveau du plan sous-temporal circonscrit, par la crête orbito-temporale [1], la suture sphéno-squameuse, le trou ovale et la ligne d'insertion supérieure du ligament latéral interne de l'articulation temporo-mandibulaire. Le ptérygoïdien latéral passe donc sous l'arche formée par le faisceau profond du muscle temporal. Il répond enfin, en bas, en dehors et en avant, au ptérygoïdien médial. Entre les deux muscles ptérygoïdiens s'insinuent tous les organes de la région ptérygo-maxillaire décrite par Hovelacque et Virenque. Comme ces auteurs, nous avons constamment vérifié, entre ces deux muscles, l'existence d'une aponévrose homologue de l'aponévrose interptérygoïdienne des Primates et d'une lame vasculaire bien individualisée. Dans la région ptérygo-maxillaire cheminent, en profondeur, le nerf maxillaire inférieur, la corde du tympan, le nerf mylo-hyoïdien, et, superficiellement, les nerfs temporaux profonds antérieur, moyen et postérieur, maxillaire supérieur, buccal et massétérin ainsi que l'artère maxillaire interne. De tels rapports se retrouvent chez tous les Carnivores, quelle que soit la famille à laquelle ils appartiennent. Cela fournit un argument supplémentaire à ceux tirés précédemment de l'étude des connexions, plaidant en faveur de l'indépendance des deux muscles ptérygoïdiens, parfaitement distincts chez les Carnivores, non seulement au niveau de leur origine et de leur terminaison, mais tout au long de leur parcours.

2° MUSCLES MASTICATEURS ACCESSOIRES.

Les muscles masticateurs accessoires se répartissent en deux plans : le *plan superficiel* comprenant le digastrique et le stylo-hyoïdien; le *plan profond*, avec le mylo-hyoïdien et le génio-hyoïdien.

A — Plan superficiel.

Digastrique.

Chez les Carnivores, contrairement aux conditions rencontrées habituellement chez les Mammifères, le digastrique ne possède pas de tendon intermédiaire et relie directement l'apophyse paroccipitale à la mâchoire inférieure. En se contractant, il attire cette dernière en bas et en arrière, sans exercer aucune action sur l'appareil hyoïdien. Du point de vue fonctionnel, il appartient donc plutôt au groupe des muscles moteurs de la mandibule.

Surfaces globales d'insertion.

Né de l'apophyse paroccipitale, le digastrique se porte directement en avant et en bas vers la mandibule. Il se termine le plus souvent sur la face interne de la moitié postérieure du corps mandibulaire, poussant son insertion le long du bord inférieur en direction de la symphyse qu'il atteint fréquemment. Toutefois, chez les espèces pourvues d'un lobe sub-angulaire d'Huxley (*Otocyon megalotis*), nous avons montré (1964) que le digastrique se termine sur cette apophyse supplémentaire et n'envoie aucune fibre sur le corps de la mandibule. On relève d'ailleurs une troisième disposition intermédiaire, chez les Fissipèdes présentant une coudure mandibulaire accentuée (divers Canidés, Ursidés et Procyonidés) et chez les Pinnipèdes. Les fibres terminales du digastrique s'insèrent alors sur le bord inférieur de la

1. Ou crête sous-temporale.

Source : MNHN, Paris

branche montante, s'intercalant entre celles du masséter, en dehors, et du ptérygoïdien médial, en dedans ; corrélativement, la *pars reflexa* disparaît à ce niveau ; une sangle ptérygo-massétérine la remplace en arrière de la mandibule.

La variabilité du siège de l'insertion mandibulaire du digastrique contraste donc très nettement avec la fixité de son attache crânienne. La ligne d'action de ce muscle varie ainsi sensiblement d'une espèce à l'autre ce qui entraîne, comme nous le verrons plus loin, des conséquences fort importantes sur le plan fonctionnel. Tout se passe comme si, chez les Carnivores, l'origine du digastrique se trouvait assujettie à une région bien déterminée du crâne tandis que sa terminaison pouvait se déplacer d'un bout à l'autre du bord inférieur de la mandibule.

Rapports avec les organes voisins.

Le digastrique recouvre, par son bord mandibulaire, le ligament méato-angulaire, les muscles masséter, ptérygoïdien médial, stylo-glosse, hyo-pharyngien, mylo-hyoïdien ainsi que le *m. jugulo-hyoideus* de Miller, Christensen et Evans (ou portion dorsale du stylo-hyoïdien d'Ellenberger et Baum). Près de son origine, il surcroise également : les artères occipitale, carotides, externe et interne, ainsi que les artères maxillaire et linguale ; sa partie moyenne se plaque contre l'artère maxillaire externe, les nerfs grand hypoglosse, glosso-pharyngien et vague ainsi que le facial et les nerfs laryngés supérieur et accessoire.

En dehors, le digastrique entre en rapport avec le sterno-cléido-mastoïdien, les glandes parotide et sous-maxillaire, les ganglions lymphatiques profonds et la veine maxillaire. Un rameau du nerf mylo-hyoïdien s'insinue entre le digastrique et l'apophyse angulaire.

Par son bord interne, le muscle s'accole aux artères auriculaire postérieure et sub-linguale.

Stylo-hyoïdien.

Le stylo-hyoïdien naît sur le stylo-hyal, près du bord postérieur du conduit auditif externe. Il se dirige obliquement, vers le bas et l'avant, entre le sterno-hyoïdien, en dehors, le mylo-hyoïdien et le génio-hyoïdien, en dedans. Il se termine sur le basi-hyal. Sous-jacent aux glandes parotide et sous-maxillaire, il surcroise le crico-pharyngien et le digastrique. C'est essentiellement un élévateur de l'hyoïde.

Chez les Carnivores, le stylo-hyoïdien est externe par rapport au digastrique. Il s'agit-là d'une disposition différente de celle rencontrée chez le fœtus où les deux muscles se placent dans un même plan parasagittal, le digastrique précédant le stylo-hyoïdien. Chez la plupart des Mammifères adultes, ces rapports se modifient, le stylo-hyoïdien contournant le digastrique. Les Carnivores n'échappent pas à cette règle. Par contre, chez les Primates, le stylo-hyoïdien se glisse sous le digastrique. Il arrive même que chez certains Ongulés et Simiens le tendon intermédiaire du digastrique s'insinue dans la boutonnière formée par les deux tendons terminaux du stylo-hyoïdien et le basi-hyal. Une telle disposition ne se rencontre jamais chez les Carnivores, ce qui explique pourquoi les contractions du digastrique sont, contrairement à celles du stylo-hyoïdien, sans effet sur l'hyoïde.

Chez les Carnivores, un petit muscle quadrilatère, à peine plus long que large, intégralement recouvert par le digastrique, relie l'apophyse paroccipitale au stylo-hyal et représente le jugulo-hyoïdien[1] de l'Anatomie vétérinaire. Plaqué contre la bulle auditive, il se termine à proximité des insertions du stylo-glosse et du stylo-pharyngien. L'artère stylo-mastoïdienne et le nerf facial cheminent sur sa face externe.

***

De nombreuses controverses sont apparues au sujet de l'interprétation des muscles masticateurs accessoires du plan superficiel. Le point de vue de Schulmann (1890, 1891 et 1906), selon lequel le ventre postérieur du digastrique et le stylo-hyoïdien dériveraient tous deux d'un muscle unique homologue du *stylo-hyoideus depressor*[2] des Marsupiaux, est le plus communément admis. Chez certains Mammifères, notamment les Carnivores, le problème se trouve compliqué par la présence du jugulo-hyoïdien. Pour Franck (1871), Ellenberger et Baum (1891) et Toldt (1908) ce dernier représenterait une

1. Mastoïdéo-styloïdien de Cuvier.
2. Inter-hyoïdien primitif d'Edgeworth.

Source : MNHN, Paris

portion du stylo-hyoïdien. Par contre, RUGE (1877, 1911), ESCHWEILLER (1899, 1911) et EDGEWORTH (1935) le rattachent au muscle de l'étrier. HUBER (1925), enfin, le fait dériver du ventre postérieur du digastrique.

Dans l'état actuel des connaissances, il ne paraît pas possible de trancher la question car les rapports du jugulo-hyoïdien conduisent plutôt à lui reconnaître une autonomie chez les Carnivores. Nous avons souvent vérifié, chez les Mammifères, l'existence à l'intérieur du stylo-hyoïdien *stricto sensu* d'une anastomose entre les nerfs facial et glosso-pharyngien. Celle-ci ne se retrouve jamais chez les Carnivores. D'autre part, on sait que le ventre postérieur du digastrique, au même titre que le stylo-hyoïdien, est innervé par le facial. On ne peut donc, dans de telles conditions, résoudre le problème des origines musculaires en se fondant sur l'innervation. C'est pourquoi, il nous paraît préférable de voir dans le jugulo-hyoïdien un muscle indépendant ne faisant pas partie des muscles masticateurs accessoires.

B — Plan profond.

Les muscles du plan profond, mylo-hyoïdien et génio-hyoïdien, entrent dans la constitution du plancher buccal, en avant, et du conduit laryngien, en arrière. Leur fonction est double : au cours de la mastication, lorsque l'hyoïde est immobilisé par les sous-hyoïdiens, ils attirent la mandibule vers le bas, conjuguant leur action à celle du digastrique ; inversement, au cours de la déglutition, lorsque la mandibule devient solidaire du massif facial, par la contraction isométrique des muscles masticateurs proprement dits, ils élèvent l'hyoïde et le larynx.

MYLO-HYOÏDIEN.

Le mylo-hyoïdien, large et aplati, naît par de courtes fibres tendineuses sur la ligne oblique interne du corps mandibulaire (près du bord alvéolaire). Le plan musculaire ainsi formé se porte en bas et en dedans. Les fibres antérieures et intermédiaires, presque horizontales, se terminent sur un raphé médian ; ce dernier (à peine indiqué chez les Félidés, Viverridés et Hyénidés) relie la symphyse au corps de l'hyoïde. Les fibres postérieures, de plus en plus obliques en dedans et en bas, s'implantent sur la face antérieure du basi-hyal, entre son bord inférieur et la terminaison du génio-hyoïdien, tout près de l'insertion du stylo-hyoïdien. Chez les Canidés, le mylo-hyoïdien se dissocie avant d'atteindre la symphyse, se transformant progressivement en une lame aponévrotique. Cette disposition, quoique fréquente, n'est pas générale, contrairement à l'affirmation de CHAINE (1900). Chez les Mustélidés, on rencontre souvent une disposition inverse ; le mylo-hyoïdien se tendinifie à distance de l'hyoïde ; la courte aponévrose qui le termine se confond alors avec les tendons d'insertion des sous-hyoïdiens. L'aponévrose pré-hyoïdienne est encore plus nette chez les Ursidés et les Procyonidés.

Chez les Pinnipèdes, le mylo-hyoïdien s'étend très en arrière. Cette extension paraît résulter du changement de direction de la tête et de l'encolure, par rapport au reste du corps, et du recul de l'appareil hyoïdien, conséquences de l'adaptation à la vie aquatique (voir plus loin).

La face externe du mylo-hyoïdien, sur laquelle cheminent les artères et veines sub-linguales et sous-mentales, l'artère maxillaire interne et le nerf mylo-hyoïdien, est recouverte par le *sphincter colli*. La face interne entre en rapport avec le génio-hyoïdien, le génio-glosse, le stylo-glosse et l'hyo-glosse ; elle supporte le canal de Wharton, la veine linguale, les nerfs lingual et grand-hypoglosse.

Les deux mylo-hyoïdiens symétriques, unis l'un à l'autre dans le plan sagittal par le raphé, constituent une sangle très importante, particulièrement en Clinique et Chirurgie expérimentales[1]. On admet généralement à ce sujet que les mylo-hyoïdiens isolent la cavité buccale, théoriquement septique, du cou qui doit rester aseptique (OLIVIER, 1949 ; DECHAUME, 1967). Nous remarquerons qu'en réalité l'expérimentateur doit tenir compte d'un fait capital qui limite la portée des observations anatomo-pathologiques : les mylo-hyoïdiens ne représentent jamais une barrière infranchissable car la sangle musculaire qu'ils constituent est traversée par les efférents lymphatiques venus de la langue.

GÉNIO-HYOÏDIEN.

Le génio-hyoïdien, rubané, relie la région symphysaire au bord antérieur du basi-hyal en s'élargissant régulièrement. Il naît toujours, sur la mandibule, directement par des fibres charnues. Chez les

1. En ce qui concerne, par exemple, les problèmes posés par les cellulites d'origine dentaire, les phlegmons migrateurs, les poches kystiques de la grenouillette sub-linguale et l'angine de LUDWIG.

Source : MNHN, Paris

Félidés, les deux muscles symétriques se soudent intimement sur la ligne médiane dans leur moitié antérieure et s'accolent dans leur moitié postérieure. Chez les Canidés, ils s'unissent étroitement vers l'avant mais s'écartent par contre l'un de l'autre vers l'arrière. Ils se confondent sur toute leur longueur chez les Mustélidés et les Procyonidés, en constituant une bande charnue plane ventralement, fortement bombée dorsalement, et dont la convexité se loge dans un espace ménagé entre les deux génio-glosses. Chez les Ursidés enfin, les deux génio-hyoïdiens, unis en un faisceau fusiforme médian, se terminent sur l'hyoïde par l'intermédiaire d'un long tendon prismatique.

Ventralement, le génio-hyoïdien s'applique sur le mylo-hyoïdien et répond vers la base de la langue à l'hyo-glosse. Il est recouvert par le génio-glosse. Il ne présente aucun rapport vasculaire et nerveux.

3° PARTICIPATION DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE

A L'ÉQUILIBRE DE LA TÊTE.

Chez les Mammifères terrestres, l'équilibre de la tête est assuré essentiellement par les muscles de la nuque et les muscles latéraux du cou qui annulent l'effet de la pesanteur. Chez les Mammifères aquatiques, la poussée d'Archimède intervient également et s'oppose au mouvement de bascule tendant à faire pivoter la tête vers le bas et vers l'avant. Indépendamment du rôle particulier qui leur revient dans l'exercice de telle ou telle fonction motrice — préhension, mastication, inclinaison ou rotation de la tête — les muscles cervico-céphaliques (peauciers exclus) apparaissent donc aussi comme des muscles anti-gravifiques. Les muscles masticateurs n'échappent pas à cette règle. Leur interprétation ne suppose donc point uniquement la connaissance de leur fonction motrice mais implique également celle de leur contribution au maintien de l'équilibre de la mandibule et de l'appareil hyoïdien. L'objet de ce chapitre est de placer la musculature masticatrice dans le vaste ensemble musculaire animant la tête et l'encolure [1].

Steindler (1955) et Govaerts (1962) ont analysé la notion de « chaîne cinétique », combinaison de segments ostéo-articulaires disposés dans un ordre déterminé, reliés par des muscles et des ligaments et constituant une unité fonctionnelle. Cette notion, quoiqu'elle relève de la Physiologie, intéresse directement l'anatomiste. Elle correspond exactement à la conception moderne du geste, succession d'attitudes synthétisées en fonction d'un but précis agissant lui-même comme stimulant.

Les muscles de la tête et de l'encolure entrent dans la constitution de trois chaînes cinétiques principales : dorso-latéro-ventrale, latéro-ventrale et vertébrale.

La chaîne dorso-latéro-ventrale, comprenant essentiellement les muscles de la nuque et latéraux du cou (sterno-cléido-mastoïdiens ou brachi-céphaliques), relie directement le crâne à la colonne vertébrale, la ceinture pectorale et la cage thoracique.

La chaîne latéro-ventrale, comprenant les muscles masticateurs et les sus- et sous-hyoïdiens, relie indirectement le crâne et le massif facial à la ceinture pectorale et au sternum par l'intermédiaire de la mandibule et de l'appareil hyoïdien.

La chaîne vertébrale forme un demi-manchon renforçant la colonne cervicale ventralement et latéralement. Les muscles pré-vertébraux, scalènes, droits latéraux et intertransversaires qui la constituent, unissent différemment entre elles les vertèbres et la cage thoracique, tout en conférant à la colonne cervicale sa résistance et sa souplesse.

L'équilibre et les mouvements de la tête résultent du jeu harmonieusement conjugué des chaînes dorso-latéro-ventrale et vertébrale. En outre, les muscles et ligaments de la chaîne vertébrale constituent, avec les sept vertèbres cervicales, une unité fonctionnelle à propriétés mécaniques variables qui équivaut tantôt à une colonne rigide, par suite de la mise en tension des muscles ; tantôt à une verge flexible fixée au squelette du tronc d'une part, articulée au crâne par l'intermédiaire de l'articulation occipito-atloïdienne ; tantôt enfin à un système pluri-articulaire dont les sept segments peuvent effec-

1. Nous avons déterminé, chez les principaux types de Fissipèdes et de Pinnipèdes, le poids et le volume de la tête. A titre d'exemple, les résultats obtenus à partir de cadavres frais de Loups et d'Otaries adultes sont les suivants :

Canis lupus : volume céphalique, 3 650 cm³ ; poids céphalique, 4 320 g.
Otaria jubata : volume céphalique, 1 060 cm³ ; poids céphalique, 1 150 g.
Arctocephalus gazella : volume céphalique, 1 130 cm³ ; poids céphalique, 1 240 g.

Nous voyons donc que la musculature nuchale doit supporter, chez le Loup, un poids de plus de 4 kg, tandis que chez les Otaries, compte tenu de la poussée d'Archimède (de plus de 1 kg), elle ne supporte qu'un effort de quelques dizaines de grammes.

Source : MNHN, Paris

tuer des mouvements complémentaires de flexion et de rotation. C'est en somme un axe à « géométrie variable » capable de modifier son état de rigidité et de souplesse.

Le rôle des muscles céphaliques apparaît ainsi clairement. Ils forment une chaîne cinétique à trois segments : un proximal constitué par les muscles masticateurs proprement dits, un intermédiaire comprenant les sus-hyoïdiens, un distal avec les sous-hyoïdiens. Chez les Carnivores, trois dispositifs accessoires complètent cette chaîne latéro-ventrale, court-circuitant en quelque sorte ses segments : le premier représenté par le digastrique qui relie directement la mandibule au crâne, le second formé par le bouquet de Riolan qui supporte l'hyoïde, le troisième groupant les muscles pharyngo-staphylins et linguaux qui soutiennent partiellement la langue et le larynx.

Les figures 5 et 6 représentent schématiquement cette organisation et font ressortir les inter-relations existant entre les chaînes cinétiques dorso-latéro-ventrale et vertébrale d'une part, entre les segments masticateur, sus- et sous-hyoïdiens, d'autre part.

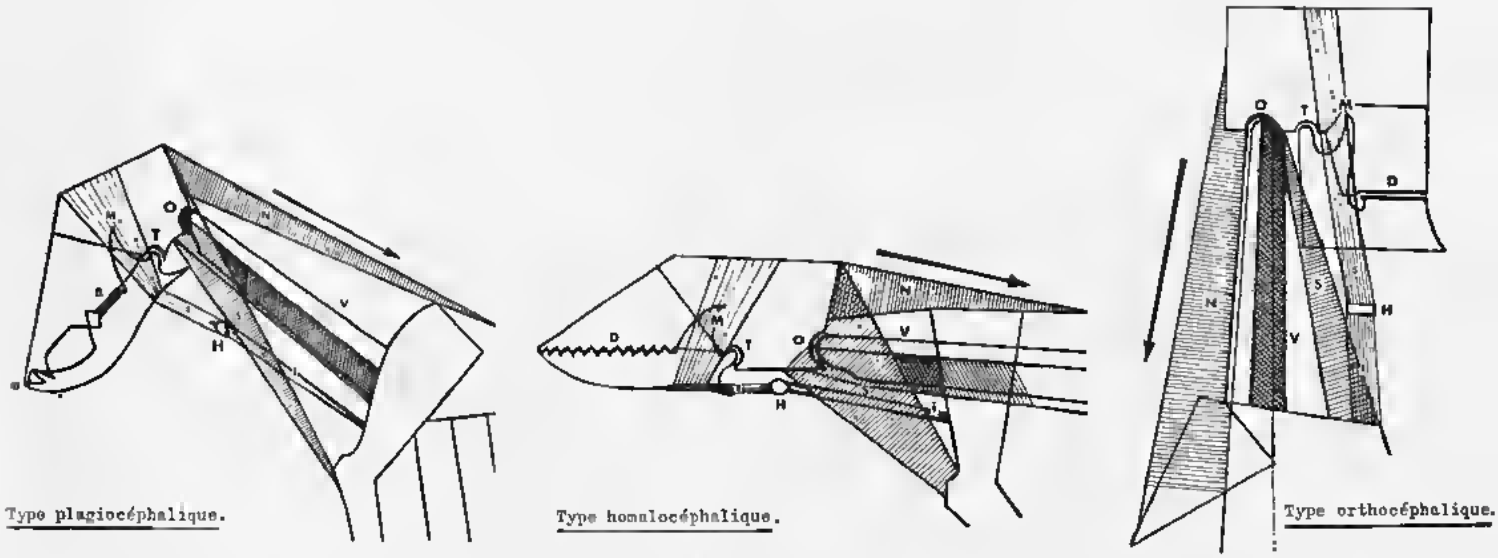


Fig. 5. — *Types plagio-, homalo- et orthocéphaliques.*

Chaîne dorso-latéro-ventrale : N, muscles de la nuque et S, sterno-cléïdo-mastoïdien. Chaîne vertébrale ; V. Chaîne latéro-ventrale : M, m. masticateurs ; a., sus-hyoïdiens ; i = sous-hyoïdiens. Systèmes articulaires : O, articulation occipito-atloïdienne ; T, art. temporo-mandibulaire ; D, articulé dentaire. H, hyoïde.

A partir des considérations générales précédentes, nous pouvons ranger les Mammifères en trois grandes catégories correspondant aux Mammifères terrestres, aquatiques, et à l'Homme. Chaque groupe est caractérisé par un port de tête en rapport avec le mode de locomotion. A cet égard nous distinguerons :

— le *type plagiocéphalique* (πλάγιος = oblique ; χεφαλή = tête) rencontré chez la plupart des Mammifères terrestres, et dans lequel l'axe basi-crânien s'incline vers le bas et l'avant (en position d'équilibre physiologique de la tête) formant un angle obtus avec la colonne cervicale ;

— le *type homalocéphalique* (ὁμαλός = horizontal) propre aux Mammifères aquatiques, et dans lequel les axes basi-crânien et cervical tendent à s'aligner sur une même horizontale ;

— le *type orthocéphalique* (ὀρθυς = droit) propre à l'Homme et dans lequel, par suite de la bascule occipitale et de la migration du *foramen magnum* sous le crâne, la tête repose sur la colonne vertébrale érigée, l'axe cervical tendant à devenir perpendiculaire à l'axe basi-crânien.

La confrontation des deux modèles mammaliens avec le type humain met en relief leurs différences et montre du même coup l'impossibilité de faire appel aux Carnivores pour résoudre expérimentalement certains problèmes d'Orthopédie dento-faciale ainsi d'ailleurs que la question fort débattue en Protbèse et Parodontologie de « position mandibulaire de repos ».

Le fait que, chez l'Homme, par suite de la baseule occipitale, la tête soit en équilibre sur la colonne cervicale et que le massif facial soit appendu sous le crâne, modifie radicalement les données des pro-

Source : MNHN, Paris

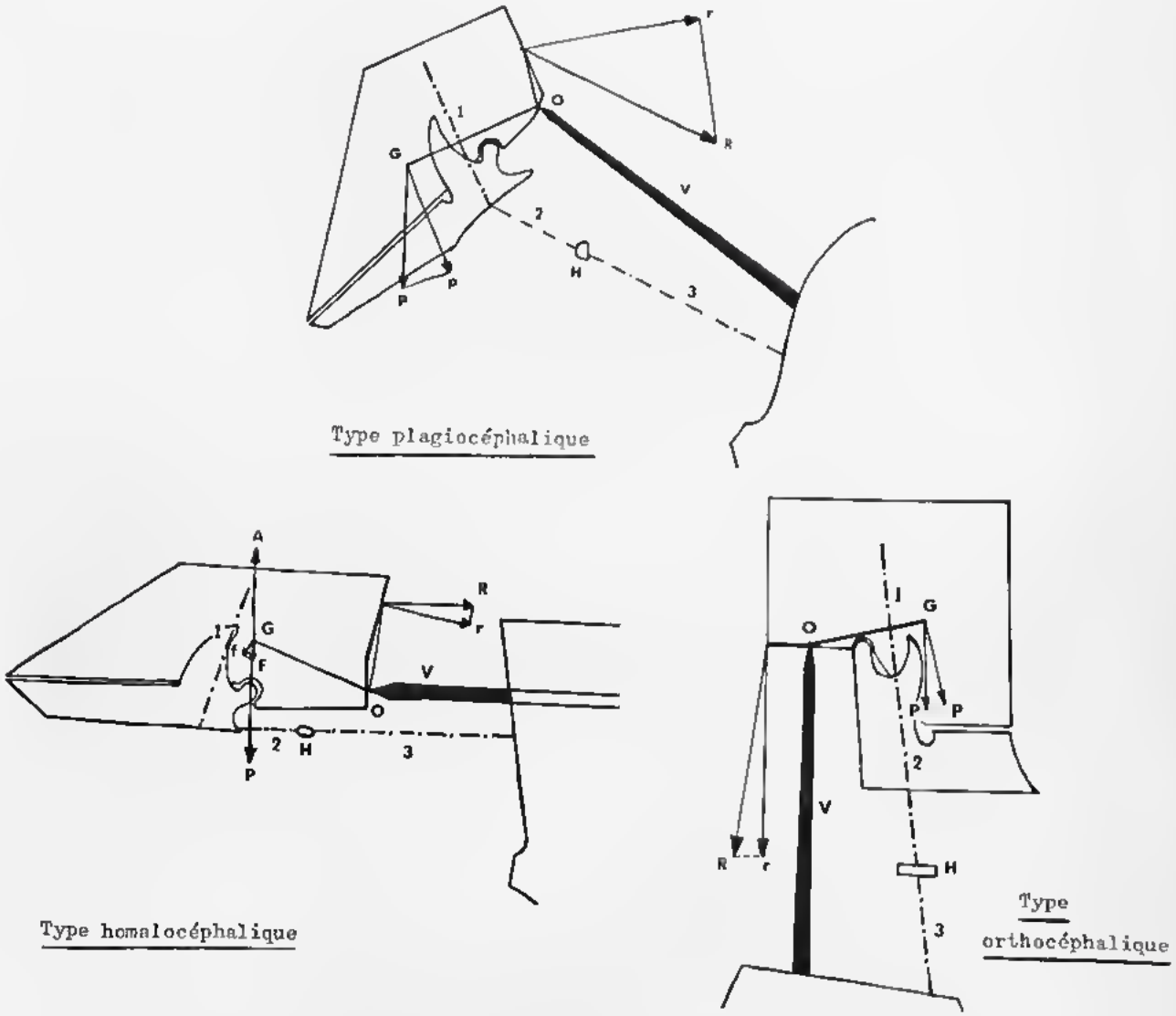


FIG. — 6. *Interprétation vectorielle des conditions d'équilibre céphalique.*

P, poids de la tête appliqué en G, centre de gravité; p, composante rotatoire de P par rapport au centre articulaire O (articulation occipito-atloïdienne); R, résistance musculaire des chaînes cinétiques dorso-latéro-ventrales; r, composante rotatoire de R; 1, 2, 3, les trois segments masticateur, sus- et sous- hyoïdiens de la chaîne latéro-ventrale; H, hyoïde; V, axe vertébral; A, poussée d'Archimède. F = A — P; f, composante rotatoire de F.

blèmes de Statique et interdit formellement toute extrapolation de l'animal de laboratoire à l'Homme dans ce domaine[1].

Chez les Carnivores, le type plagiocéphalique est illustré par les Fissipèdes, le type homalocéphalique, par les Pinnipèdes; il n'existe aucune tendance à l'orthocéphalie. Il est très significatif de constater que les espèces amphibies — Lutrinés parmi les Fissipèdes, Otariidés parmi les Pinnipèdes — vivant tantôt sur terre, tantôt dans l'eau, ne présentent nullement une disposition intermédiaire entre celles des Carnivores terrestres et des Carnivores aquatiques. En réalité, deux positions d'équilibre céphalique existent chez ces derniers et correspondent respectivement à la vie dans l'eau (en immersion) ou hors de l'eau (voire en surface dans le cas particulier d'*Enhydra*). Si la plagiocéphalie se rencontre, seule, chez les Carnivores terrestres et l'homalocéphalie chez les Carnivores aquatiques au sens strict, ces deux modalités s'observent chez les Carnivores amphibies qui témoignent à cet égard d'une bivalence fonctionnelle. Nous nommerons *pléoclinie* (πλέον : plus d'un ; κλίνειν : incliner) cette faculté

1. Seules les expériences effectuées sur des Macaques et des Anthropomorphes peuvent offrir un intérêt, d'ailleurs limité, dans l'étude de ces questions particulières.

Source : MNHN, Paris

que possèdent les Loutres et les Otaries de changer l'orientation physiologique de leur tête par rapport à l'axe vertébral. La pléoclinie n'a pas été prise en considération jusqu'à présent en morphogénie. Elle pose cependant un problème capital que devront surmonter les tenants de la théorie vestibulaire.

***

En raison de sa subdivision en segments ostéo-musculaires articulés, la chaîne cinétique latéro-ventrale est douée d'une très grande souplesse et présente des modalités différentes de fonctionnement correspondant à des rôles distincts. Lorsque les trois segments musculaires se contractent simultanément, tous les arcs squelettiques qui la composent sont immobilisés ; tout se passe comme si la chaîne était ininterrompue. Si le segment musculaire supérieur se contracte isométriquement, la mandibule est bloquée contre le massif facial. Si, en outre, les muscles sous-hyoïdiens se relâchent, les sus-hyoïdiens, en se contractant, élèvent l'hyoïde ; cela se produit au cours de la déglutition. Si par contre les sous-hyoïdiens se contractent isométriquement tandis que les muscles masticateurs se relâchent, l'hyoïde s'immobilise ; en se contractant, les sus-hyoïdiens, au lieu d'élever le hasi-hyal, attirent la mandibule vers le bas, comme on l'observe au cours des mouvements d'abaissement mandibulaire. Chaque fois qu'un mouvement de mastication mal coordonné est responsable d'une morsure de la langue, il met en branle le réflexe linguo-maxillaire (Cardot et Laugier, 1923) et le même phénomène se produit. Au cours de l'incision et de la mastication, le resserrement des mâchoires résulte au contraire de la contraction des muscles masticateurs et du relâchement des deux autres segments de la chaîne cinétique. Enfin, en raison même de leur situation par rapport à l'axe vertébral, la musculature masticatrice et la musculature nuchale peuvent conjuguer leurs efforts dans les actes demandant beaucoup de force. Les Carnivores illustrent mieux que tous autres Mammifères cette possibilité. Dans cette éventualité, la proie (ou le corps alimentaire) se trouve comprimée entre les mâchoires qui agissent à la manière des mors d'une tenaille et c'est, en définitive, la chaîne cinétique dorso-latérale qui commande, à distance, les mouvements entraînant la rupture.

Le jeu conjugué des deux chaînes cinétiques dorso-ventrale et latéro-ventrale, de même que le jeu différentiel des segments musculaires de cette dernière, rendent compte de la complexité du mécanisme des mâchoires chez les Fissipèdes.

Par surcroît, la mandibule n'est pas identifiable aux autres os mobiles du squelette. Les deux diarthroses qui la relient au crâne fonctionnent toujours en même temps, de manières souvent différentes quoique complémentaires. Chaque diarthrose se divise en deux articulations élémentaires temporo-méniscale et ménisco-mandibulaire. Enfin, à ces articulations vraies, il convient d'ajouter l'articulé dentaire formé par l'ensemble des surfaces de glissement des arcades dentaires antagonistes. Les mouvements mandibulaires dépendent donc, non seulement des roulements et glissements des condyles articulaires à l'intérieur des articulations, mais aussi des frottements interdentaires. Chez les Carnivores, le problème se trouve encore compliqué du fait que la symphyse ne s'ossifiant pas, autorise de légers mouvements relatifs des hémi-mandibules.

Certains auteurs ont cru pouvoir interpréter les tracés mécaniques du crâne à partir d'une analyse (généralement très sommaire) de la musculature masticatrice. Leroi-Gourhan (1955) a proposé une interprétation de l'architecture du crâne et du massif facial des Vertébrés, notamment des Carnivores, qui appelle de sérieuses réserves. Nous pensons que la détermination de tels tracés implique préalablement l'étude anatomique et fonctionnelle minutieuse des divers groupes musculaires cervico-céphaliques. Cette étude est encore à faire. Les conclusions tirées du seul examen des pièces squelettiques considérées en dehors de toute donnée physiologique, nous semblent prématurées et conjecturales.

L'étude d'ensemble de l'organisation de la musculature céphalique montre, au contraire, que l'analyse anatomique et fonctionnelle des muscles masticateurs permet seulement de tenter une interprétation des propriétés de la mandibule, à l'exclusion de celles des autres os de la face et du crâne.

II — ORGANISATION ARCHITECTURALE DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE.

La plupart des auteurs ont appliqué la même méthode d'analyse bio-mécanique aux appareils locomoteur et masticateur. La mandibule se trouve ainsi identifiée à un levier inter-puissance et la musculature masticatrice à un système vectoriel simple dans lequel chaque muscle correspond à une force élémentaire. Les observations des physiologistes et des prothésistes ont montré, dans le cas parti-

Source : MNHN, Paris

culier de l'Homme, l'infécondité d'une telle généralisation. Il en va de même pour l'ensemble des Mammifères. En effet, les muscles masticateurs, en raison de leur texture penniforme, n'obéissent pas aux mêmes lois que les muscles fusiformes à structure simple. Les règles de proportionnalité de l'amplitude des mouvements et de la puissance contractile respectivement à la longueur des fibres et à l'épaisseur des faisceaux charnus leur sont inapplicables (GASPARD, 1967). Chaque unité de l'Anatomie descriptive : masséter, temporal, ptérygoïdien médial ou latéral, digastrique, ne représente un élément physiologique que dans le cas d'un travail statique effectué sans déplacement mandibulaire, c'est-à-dire en régime isométrique et en état d'engrènement des arcades dentaires. Il s'agit-là de conditions particulières, différentes de celles que l'on rencontre lors de la mastication. Dans tous les autres cas, ce ne sont plus les muscles mais les faisceaux, voire les couches charnues, qui correspondent aux unités physiologiques réelles, d'où la nécessité d'analyser dans le détail l'organisation architecturale de chaque muscle. Tout faisceau pouvant se contracter isolément doit être, du point de vue fonctionnel, considéré comme un muscle élémentaire. Le masséter, par exemple, n'est nullement une masse contractile homogène et isotrope ; c'est en fait un complexe musculo-aponévrotique comptant sept à dix faisceaux interceptés par des tendons plats qui peuvent agir soit isolément, soit par petits groupes, soit de concert, avec des intensités et pendant des temps variables. Ces faisceaux possèdent leurs propres antagonistes et synergiques. Les électro-physiologistes (CARLSÖÖ, 1959 ; POSSELT, 1959 ; KAWAMURA, 1965) ont confirmé le bien-fondé de cette interprétation. Par conséquent, les recherches de Myologie diffèrent sensiblement, tant dans leurs méthodes que dans leurs principes, suivant qu'elles s'appliquent aux muscles masticateurs pluripennés ou aux muscles de texture plus simple entrant dans la constitution des autres groupes musculaires.

Les premiers travaux anatomiques considérant les unités fonctionnelles de la musculature masticatrice furent élaborés par ALLEN (1880), TULLBERG (1893) et TOLDT (1905). Ils furent approfondis par ZLABEK (1938), après avoir été délaissés pendant une trentaine d'années. La seconde guerre mondiale et les quinze années suivantes marquèrent une nouvelle interruption. Une brillante reprise se produisit en 1958, simultanément en Allemagne de l'Est avec SCHUMACHER (de Rostock) et au Japon avec HANAI, OHTANI, SAWA et FUJIWARA (d'Osaka) d'une part, YOSHIKAWA, SUZUKI, KIUCHI et MATSUURA (de Tokyo), d'autre part.

A la suite de ces études récentes, les plans proposés par ALLEN, TULLBERG et TOLDT ne présentent plus qu'un intérêt secondaire. Néanmoins, nous les rappellerons dans nos tableaux comparatifs afin de faciliter la lecture des travaux anciens. Nous résumerons les principes des systèmes allemand et japonais auxquels nous nous référerons fréquemment. A l'inverse des auteurs précités, SCHUMACHER renonce à dénombrer les couches charnues et fonde essentiellement son système sur la répartition des tendons et des aponévroses d'insertion. De plus, il étudie le groupe musculaire dans son intégralité, accordant un égal intérêt au masséter, au temporal et aux deux ptérygoïdiens. Par contre, les auteurs japonais centrent uniquement leurs recherches sur le masséter et le temporal. Plus restreinte sur le plan organographique que celle de SCHUMACHER, leur analyse pousse beaucoup plus loin l'étude des faisceaux charnus et s'applique à débrouiller leur innervation.

Une autre différence importante doit être signalée : SCHUMACHER a nettement orienté ses comparaisons dans le sens des interprétations fonctionnelles. Ses efforts tendent, en définitive, à rechercher les grands types d'organisation de la musculature masticatrice en rapport avec les principales modalités de la mastication. Le but poursuivi par les anatomistes nippons est tout autre ; ces auteurs se sont engagés dans la recherche des homologies des faisceaux massétérins et temporaux, dans les différents groupes mammaliens actuels.

Les contradictions qui pourraient apparaître à la suite d'un examen rapide des résultats obtenus par ces deux Écoles ne sont donc qu'apparentes (voir Introduction : comparaisons analogique et homologique).

*
* *

Les Canidés, et plus particulièrement le Chien, présentent un ensemble de traits qui, tout en étant caractéristiques des Carnivores, n'atteignent jamais un haut degré de spécialisation, à la différence des Félidés, Hyénidés, Viverridés ou de plusieurs Mustélidés [1] d'une part, des Ursidés ou de certains Procyonidés [2], d'autre part. De plus, contrairement aux Pinnipèdes, ils n'offrent pas de marques de régres-

1. Qui accusent la fonction sectoriale.
2. Qui affirment la fonction broyeuse.

Source : MNHN, Paris

sion. On peut donc les considérer comme des formes synthétiques et conservatrices dont l'étude préalable ouvre la voie à celle des types spécialisés et régressés et permet l'interprétation des fossiles.

Nous décrirons donc premièrement l'architecture des muscles masticateurs des Canidés ; nous passerons ensuite en revue les principaux représentants des sous-Ordres des *Canoidea* et des *Feloidea* en mettant l'accent sur les différences entre les espèces qui accusent la fonction broyeuse et celles qui affirment la fonction sectoriale. Dans une certaine mesure cela reviendra à préciser l'influence des régimes alimentaires, mixte dans le premier cas, carnassier dans le second.

Les Mustélidés et les Viverridés nous conduiront à des remarques d'un tout autre ordre. De nombreuses espèces classées dans ces deux familles offrent une ressemblance frappante quoiqu'elles appartiennent à deux rameaux phylétiques différents : *Canoidea* et *Feloidea*. Cette convergence paraît due en grande partie à la petite taille des espèces en question. Elle s'assortit d'ailleurs d'une modalité originale de mastication : la *mordication*. Ces problèmes nous imposeront une revue détaillée des principaux genres appartenant à ces deux familles.

Pour terminer, nous examinerons le cas particulier des Pinnipèdes qui présentent un appareil masticateur plus ou moins régressé.

I° CONSTITUTION ARCHITECTURALE DES MUSCLES MASTICATEURS DU CHIEN

(pris comme type de description).

L'analyse de la constitution architecturale des muscles masticateurs s'applique aux Chiens adultes de taille moyenne ne présentant aucune dysharmonie dento-maxillo-faciale. Il s'agit donc exclusivement des Chiens eumétriques, bracoïdes ou lupoïdes, de la Zootechnie, à l'exclusion des formes molossoïdes (Bouledogues et Saint-Bernard) et graïoïdes (Lévriers), ainsi que des Chiens classés par les biométriciens parmi les ellipométriques (Basscts, Carlins et Levrons).

Nous examinerons successivement l'architecture des divers muscles masticateurs : masséter, temporal, ptérygoïdiens et digastrique. Le mylo-hyoïdien et le génio-hyoïdien ne seront pas envisagés en raison de la simplicité de leur texture [1].

Masseter.

Bombé, trapu et de contour pentagonal, le masséter présente : un bord supérieur convexe ; un bord antérieur étiré en S italique oblique en bas et en arrière ; un bord inférieur concave ; un bord postéro-inférieur rectiligne, oblique en haut et en arrière ; enfin, un bord postéro-supérieur légèrement incliné vers le haut et l'avant. Sa grande dimension antéro-postérieure (de l'insertion maxillaire au ligament méato-angulaire) est de 60 mm en moyenne, tandis que son grand diamètre vertical (perpendiculaire au plan d'occlusion) atteint 45 mm. L'épaisseur du muscle varie dans de trop grandes proportions pour qu'on puisse l'exprimer numériquement. De plus, tandis que la longueur et la hauteur du masséter conservent entre elles toujours à peu près le même rapport, l'épaisseur ne semble satisfaire à aucune règle simple de proportionnalité.

De dehors en dedans, le masséter présente une série de faisceaux constitués de fibres charnues et tendineuses. Nous distinguerons trois chefs massétérins : superficiel, moyen et profond.

Masseter superficialis (Fig. 7).

Le chef massétérin superficiel est limité en haut et en dehors par l'*aponévrose superficielle*, en bas et en dedans par l'*aponévrose moyenne inférieure*, entre lesquelles s'intercale la couche charnue massétérine externe.

L'*aponévrose superficielle* se compose de deux lames supérieure et inférieure. La lame supérieure naît de la face externe de l'arcade zygomatique, suivant une crête curviligne s'étendant de la suture maxillo-malaire à la suture temporo-malaire. L'insertion du chef massétérin superficiel se trouve ainsi limitée à la portion jugale de l'arcade. A partir de cette ligne rugueuse (qui s'affirme avec l'âge), les fibres tendineuses se dirigent vers le bas et l'arrière, d'autant plus verticalement qu'elles sont plus antérieures.

1. Une collection d'une trentaine de Chiens Bergers Allemands, complétée par une collection équivalente de Chiens bâtards et enfin par quatre Loups (dont un capturé à l'état sauvage), constitue le fondement de notre description du type canin moyen.

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

Leur ensemble forme une lame souple et résistante dont l'épaisseur décroît progressivement à mesure que l'on s'éloigne de l'arcade zygomatique pour passer, à 1 cm en moyenne du bord postérieur du masséter, à des fascicules charnus, suivant une ligne brisée en dents de scie.

La lame inférieure de l'aponévrose superficielle résulte du déploiement en éventail de ce que ZLABEK a décrit, chez les Insectivores et les Primates, sous le nom de « tendon antérieur du masséter ». Il s'agit, chez le Chien, d'une véritable aponévrose de constitution qui s'ancre fermement sur le tubercule rugueux du maxillaire, au-dessous de la suture maxillo-malaire, à l'aplomb de M^1 ou M^2. A partir de cette protubérance maxillaire, les fibres se groupent en un tronc puissant qui s'amincit en même temps qu'il s'élargit pour donner naissance à la lame inférieure. Elles se subdivisent en fibres supérieures, intermédiaires et antérieures. Les fibres supérieures, rectilignes, se portent en arrière, tout en restant parallèles au plan occlusal ; les intermédiaires, sigmoïdes, rectilignes ou curvilignes à concavité antérieure, se dirigent vers l'angle postéro-inférieur du muscle, en formant une série de petites ceintures qui renforcent la *pars reflexa ;* les antérieures, inclinées au moins à 45° par rapport au plan d'occlusion, tissent une lame réfléchie en dedans, donnant ainsi naissance à une gaine tendineuse demi-cylindrique qui cons-

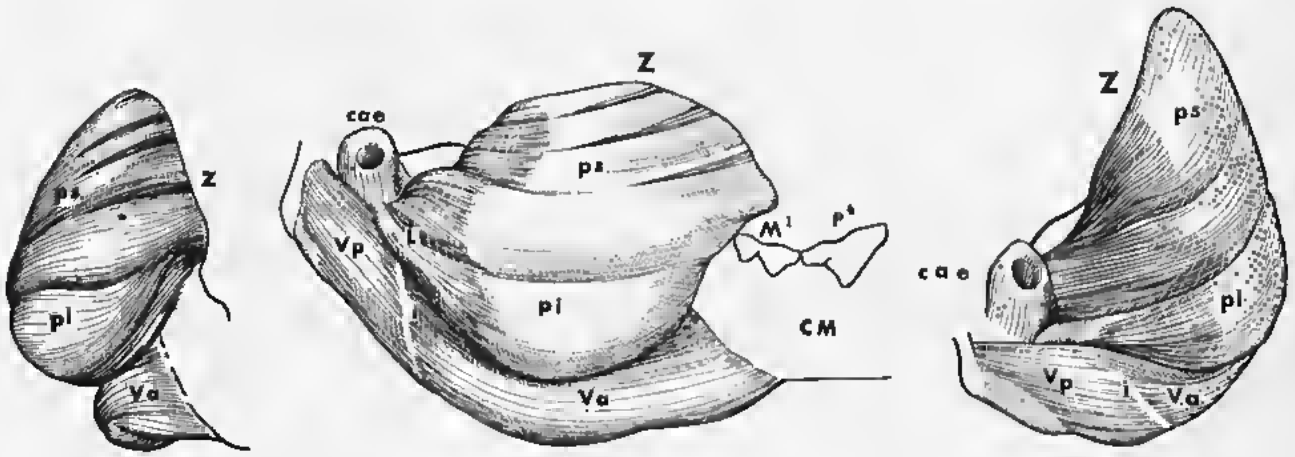


FIG. 7. — *Masséter de Chien* (côté droit). A gauche : vue antérieure ; au centre : vue latérale ; à droite : vue postérieure. c.a.e. : conduit auditif externe fibreux ; C.M. : corps mandibulaire ; i : intersection aponévrotique du digastrique ; L : ligament méato-angulaire ; M^1 : première molaire supérieure ; P^4 : carnassière supérieure ; p.i. : penne inférieur de l'aponévrose massétérine superficielle ; p.s. : penne supérieur ; V.a. : ventre antérieur du digastrique ; V.p. : ventre postérieur.

titue la moitié ou les deux-tiers supérieurs du bord antérieur du muscle. Parfois, une languette tendineuse, branche-maîtresse du « tendon antérieur de ZLABEK », pénètre au sein des faisceaux charnus et arme intérieurement le masséter superficiel. Un tel trousseau fibreux, fréquent chez les Ruminants, est assez inattendu chez les Carnivores.

L'*aponévrose moyenne inférieure* s'attache sur la mandibule et représente l'élément antagoniste de l'aponévrose précédente. Ses longs pinceaux, obliques en haut et en avant, partent d'une ligne âpre horizontale, située entre le bord inférieur de la fosse massétérine et celui de la branche montante de la mandibule. Ce relief osseux, que nous avons nommé (1964) *crête diagonale* (« masseteric line » de MILLER, CHRISTENSEN et EVANS), est l'un des éléments les plus importants du modelé mandibulaire [1]. A partir de cette crête, toujours bien dessinée, les fibres tendineuses se dirigent vers le bord inférieur du malaire ; elles n'atteignent cependant pas l'arcade zygomatique, mais passent à des fibres charnues en dessinant une série de petites languettes.

L'aponévrose moyenne inférieure n'est pas une lame simple, mais se divise en trois lamelles fissurées. La lamelle postéro-externe se fixe sur l'arête externe de l'apophyse angulaire et pousse son insertion sur la moitié postérieure de la crête diagonale. La lamelle intermédiaire, plus épaisse et régulièrement renforcée par des cordons tendineux, s'attache sur la moitié postérieure de cette dernière, en dedans de la lamelle postéro-externe ; très robuste vers l'arrière, elle se réfléchit à ce niveau en engainant partiellement le corps charnu qu'elle recouvre ; elle martèle énergiquement la corticale osseuse qui s'épaissit alors le plus souvent en un puissant tubercule. La lamelle antéro-interne se fixe sur la moitié antérieure

1. Dans notre étude de la région de l'angle mandibulaire des Canidés, nous avons donné une description détaillée du modelé, de l'architecture interne et des rapports de la région angulaire que nous ne rappellerons pas ici.

Source : MNHN, Paris

de la crête diagonale et sur le petit mamelon osseux qui la limite vers l'avant. Les trois lamelles sont généralement distinctes et facilement décelables. Elles s'orientent différemment par rapport au plan d'occlusion : les fibres de la lamelle postéro-externe forment un angle moyen de 60° (ouvert vers l'avant) avec le plan d'occlusion ; les fibres intermédiaires s'inclinent davantage vers le bas (angle de 45° environ) ; les antéro-internes, redressées, deviennent pratiquement perpendiculaires au plan occlusal (Fig. 8). Les trois lamelles ne se superposent qu'en partie puisqu'elles se situent d'autant plus antérieurement qu'elles siègent profondément. Ces petites aponévroses de constitution peuvent donc jouer librement l'une par rapport à l'autre, de dehors en dedans et vice-versa ; elles autorisent en outre, grâce aux profondes fissures qui les découpent, d'amples mouvements d'abaissement mandibulaire. Exceptionnellement, les trois constituants de l'aponévrose moyenne inférieure s'unissent en un simple feuillet [1].

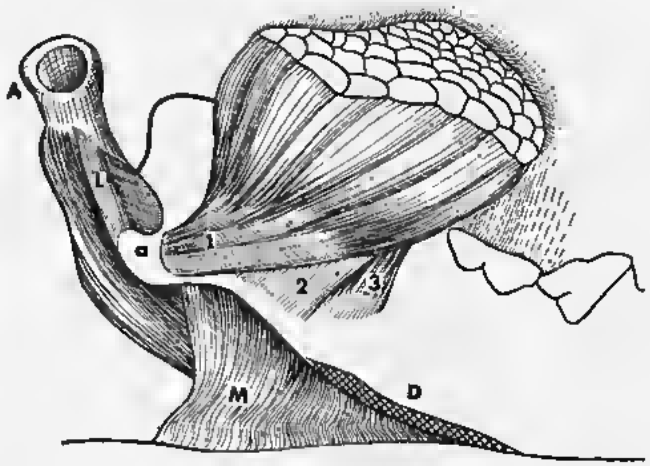


FIG. 8. — *Aponévrose massétérine moyenne inférieure.*
1, lamelle postéro-externe ; 2, lamelle intermédiaire ; 3, lamelle antéro-interne ; A, conduit auditif externe ; *a*, apophyse angulaire ; D, insertion mobile du digastrique ; L, ligament méato-angulaire ; M, mylo-hyoïdien.

La *couche charnue externe* est limitée par les deux tendons plats — aponévroses superficielle et moyenne inférieure — que nous venons de décrire. Elle est constituée d'une série de faisceaux contractiles disposés d'avant en arrière.

Les *faisceaux charnus antérieurs* prennent leur origine dans la portion engainante de l'aponévrose superficielle et, de là, descendent obliquement vers l'arrière, en décrivant une hélice régulière. Ils se mêlent ensuite aux autres faisceaux. Les fibres charnues internes se portent sur la face externe de la lamelle antéro-interne. Les fibres intermédiaires s'implantent sur l'os, au-dessous de cette dernière. Les fibres superficielles concourent à la formation de la *pars reflexa* qui s'enroule autour du bord inférieur de la mandibule et se fixe sur le ptérygoïdien médial.

Les *faisceaux charnus pré-angulaires*, nés de la portion antérieure de la face profonde de l'aponévrose superficielle, limitent toujours leur attache, dans le sens vertical, aux deux tiers moyen et inférieur du muscle. Ils ne s'implantent jamais directement sur l'arcade zygomatique [2]. A partir de leur origine strictement tendineuse, ils se portent en bas et en arrière vers la moitié antérieure de l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial et l'arête inférieure de l'apophyse angulaire. Les faisceaux pré-angulaires se mêlent aux faisceaux antérieurs pour constituer un corps charnu torsadé reliant, après réflexion sous la branche montante, les angles antéro-supérieur et postéro-inférieur du masséter. Les fibres charnues se terminent sur la facette inféro-externe de l'apophyse angulaire, le bord inférieur de la branche montante (fortement déprimé vers le haut) et les faces externes des lamelles postéro-externe et intermédiaire de l'aponévrose moyenne inférieure. Les fibres superficielles se glissent en profondeur et empiètent largement sur le ptérygoïdien médial, masquant partiellement son aponévrose recouvrante. Un ruban tendineux intra-musculaire arme la *pars reflexa* et se fixe solidement sur l'arête inférieure de l'apophyse angulaire. Ses fibres modifient progressivement leur direction, de l'arrière

1. Une telle simplification se rencontre principalement chez les Chiens de petite taille.

2. Ce qui justifie à nos yeux l'interprétation de LAFOND selon laquelle le masséter superficiel serait un faisceau d'ajustement et non un faisceau de puissance.

Source : MNHN, Paris

vers l'avant. Dans la partie postérieure, d'obliques en bas et en arrière, elles deviennent peu à peu verticales ; dans la partie moyenne, elles s'orientent en avant et en dehors ; dans la partie antérieure, elles changent nettement de direction et filent vers l'avant, tout en restant parallèles au plan occlusal. L'aponévrose sous-mandibulaire dessine donc une hélicoïde, ce qui explique le dessin en S italique de l'arête inférieure du procès angulaire. Elle renforce le faisceau musculaire qui joint le gonion au sommet de la protubérance maxillaire. Ce cordon fibreux, roulé en hélice, se glisse sous la branche montante par l'intermédiaire d'une véritable poulie de réflexion, à la manière d'une sangle tordue d'un demi-tour sur elle-même. Par conséquent, dans l'angle massétérin inféro-postérieur, l'aponévrose sous-mandibulaire est aux faisceaux charnus pré-angulaires, ce que la bandelette intra-musculaire, issue du tendon antérieur de Zuabek, est à ces mêmes faisceaux dans l'angle massétérin supéro-antérieur. Un tel dispositif, avec ses deux systèmes tendineux antagonistes, témoigne fortement en faveur d'une relative autonomie fonctionnelle du chef superficiel du masséter vis-à-vis des couches musculo-aponévrotiques sous-jacentes.

Les *faisceaux charnus angulaires* unissent la face profonde de l'aponévrose superficielle avec, successivement d'avant en arrière : la face externe de la lamelle inféro-externe de l'aponévrose moyenne inférieure, le ligament méato-angulaire et l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial. Le ligament méato-angulaire, tendu entre le conduit auditif externe fibreux et l'angle de la mandibule, apparaît ainsi comme un véritable raphé, situé à la limite des portions rétro-mandibulaires du masséter et du ptérygoïdien médial. Il entre donc dans la constitution des aires d'insertion mobile de la musculature masticatrice [1].

Les *faisceaux sus-angulaires*, nés de la face profonde de l'aponévrose superficielle, descendent en direction du bord postérieur de la branche montante et vers le ligament méato-angulaire. De nombreuses fibres charnues se recourbent vers l'intérieur et se terminent sur la facette supéro-externe de l'apophyse angulaire; quelques unes débordent parfois sur la portion fibro-cartilagineuse du conduit auditif externe.

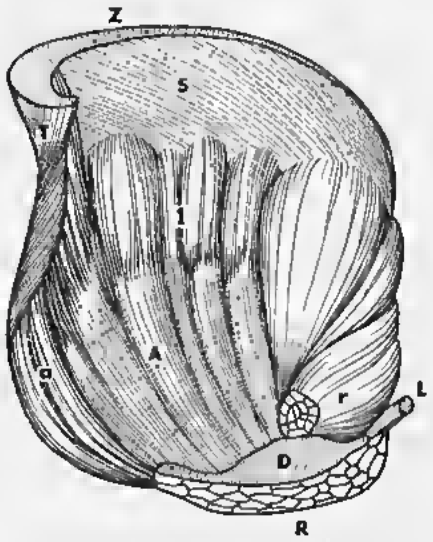


Fig. 9. — *Faisceaux massétérins superficiels* isolés et vus par le dedans.

1, fascicules charnus reliant les aponévroses superficielle (S) et moyenne inférieure (A) ; *a*, faisceaux antérieurs ; D, attache sur la crête diagonale et la facette inféro-externe de l'apophyse angulaire ; L, ligament méato-angulaire ; R, *pars reflexa* ; r, fibres postérieures réfléchies ; T, tendon de Zlabek ; Z, insertion zygomatique.

Tous les faisceaux charnus que nous venons de décrire présentent les caractéristiques communes suivantes :

— ils naissent de l'aponévrose superficielle et restent à distance de l'arcade zygomatique ; seuls, les fascicules les plus antérieurs peuvent atteindre le massif facial, au niveau de la protubérance maxillaire ;

— ils se terminent sur l'apophyse angulaire, la partie de la région pré-angulaire située au-dessous de la crête diagonale, le ligament méato-angulaire, le bord inférieur de la branche montante, l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial et la lamelle postéro-externe de l'aponévrose moyenne inférieure; ils n'entrent jamais en rapport avec les lamelles intermédiaire et antéro-interne de cette dernière.

La nappe charnue ci-dessus, qui représente au moins le tiers du volume du masséter et peut dépasser la moitié, jouit d'une certaine indépendance vis-à-vis des couches plus profondes et possède une morphologie propre aux Carnivores. Elle correspond exactement au *masseter superficialis lamina prima* des anatomistes japonais. Intérieurement, elle est doublée par une seconde nappe charnue, beaucoup moins épaisse, qui relie la face profonde de l'aponévrose superficielle — partie comprise entre le bord inférieur de l'arcade zygomatique et la limite supérieure de la nappe charnue externe — à la lamelle intermédiaire de l'aponévrose moyenne inférieure. Cette seconde couche musculaire se scinde souvent en deux ou trois lobes antérieurs et cinq ou six fascicules postérieurs. Elle correspond au *masseter superficialis lamina secunda* des auteurs japonais. Quant à la lamelle antéro-interne de l'aponévrose moyenne inférieure, elle appartient, en réalité, aux couches charnues plus profondes.

Quoique l'apophyse condylienne n'entre point dans la constitution de la surface d'insertion du mas-

1. Le ligament méato-angulaire se retrouve chez certains Insectivores et Chiroptères.

Source : MNHN, Paris

séter, elle se trouve masquée par le chef superficiel qui s'applique fermement contre elle. Le masséter participe ainsi à la contention de l'articulation temporo-mandibulaire, en freinant et limitant les déplacements du condyle vers l'extérieur et en jouant le rôle d'un ligament latéral « actif ». Un tel dispositif se retrouve chez les Mustélidés, les Procyonidés et les Pinnipèdes; il fait défaut chez les Ursidés et les Ailurinés. Ces rapports sont inverses de ceux rencontrés habituellement chez les Mammifères dont le chef massétérin superficiel laisse à découvert l'articulation temporo-mandibulaire ainsi que, plus en avant, les faisceaux charnus profonds.

Il existe parfois un petit chef musculo-tendineux postérieur, tendu entre l'apophyse zygomatique du temporal et les rugosités situées entre la crête diagonale et le pilier condylien (*crista condyloidea*). Il relie directement l'aponévrose postéro-supérieure, fixée au bord inférieur de l'apophyse zygomatique, à un cordonnet torse et vertical, sous-jacent à l'aponévrose postéro-supérieure (Gaspard 1964). En raison de son inconstance et de sa grande variabilité, nous ne tiendrons pas compte de ce fascicule accessoire dans nos comparaisons avec les Fissipèdes et les Pinnipèdes.

Masseter intermedius (Fig. 10 et 11).

Le chef moyen du masséter est une lame musculo-aponévrotique de 2 à 3 mm d'épaisseur, joignant le bord inférieur de l'arcade zygomatique à la région comprise entre la crête diagonale et le bord inférieur de la fosse massétérine. Ce faisceau n'est pourvu que d'un seul tendon plat : l'*aponévrose moyenne supérieure* qui s'insère sur le bord inférieur de l'arcade zygomatique. Décalé vers l'arrière, par rapport à l'aponévrose superficielle, le point antérieur de son attache se situe au milieu du bord inférieur du malaire. L'aponévrose moyenne supérieure se prolonge postérieurement sur la portion temporale de l'arc et atteint un point distant de quelques millimètres seulement de l'articulation temporo-mandibulaire.

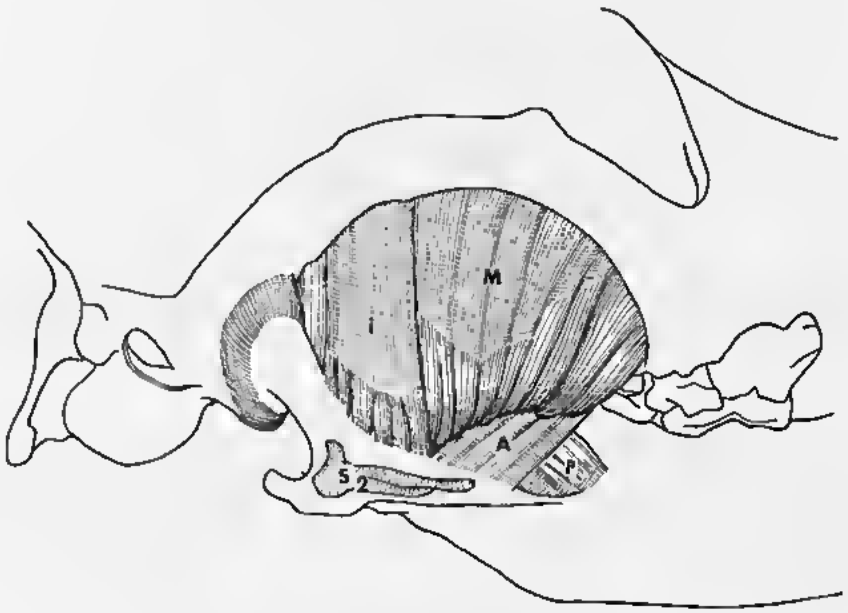


Fig. 10. — *Faisceau massétérin accessoire et inconstant* (i).
A, *masseter profundus, pars anterior*; M, *masseter intermedius*; P, *masseter profundus, pars posterior*; S_2, surface d'insertion de la seconde lame de l'aponévrose moyenne inférieure.

Les fibres tendineuses descendent presque verticalement et passent à des pinceaux charnus. Elles ne sont pas rigoureusement parallèles entre elles : les plus antérieures, longues d'un centimètre au maximum, s'inclinent légèrement vers le bas et l'arrière ; les moyennes, réparties en deux ou trois rubans verticaux séparés par de profondes fissures, s'étendent à mi-distance de l'arcade zygomatique et de la surface d'insertion mandibulaire ; les postérieures, orientées légèrement vers l'avant et le bas, ne passent à des fibres charnues qu'à proximité de leur attache mobile. Enfin, à l'inverse de l'aponévrose

Source : MNHN, Paris

superficielle, l'aponévrose moyenne supérieure est plus robuste vers l'arrière que vers l'avant. Elle s'incline en outre nettement de haut en bas et de dehors en dedans.

Cette lame tendineuse se trouve reliée à la branche montante par des pinceaux charnus naissant de ses faces externe et interne. Les fibres charnues qui prennent ainsi origine sur la face externe se

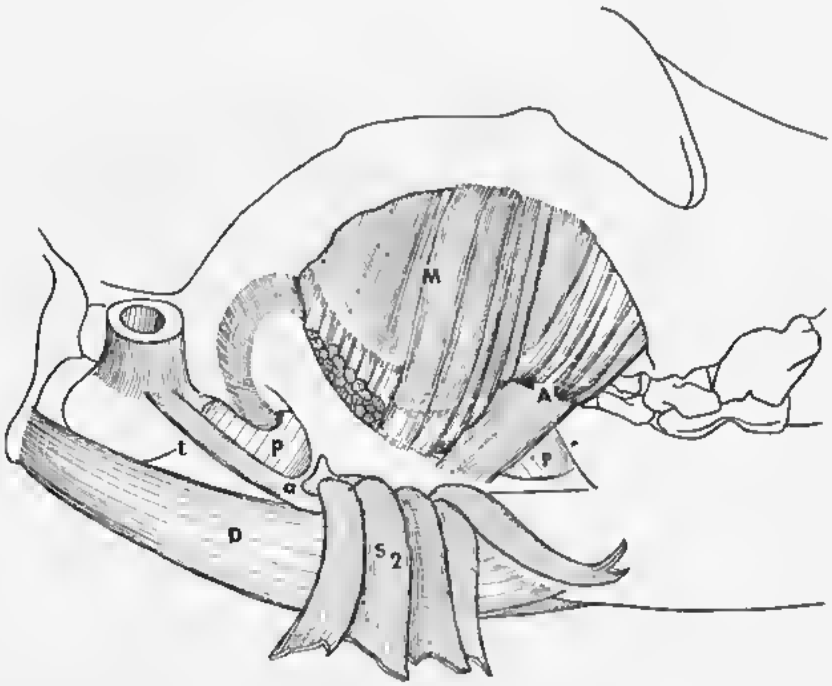


Fig. 11. — *Chef moyen du masséter.*

A, *masseter profundus, pars anterior*; *a*, apophyse angulaire ; D, digastrique ; L, ligament méato-angulaire ; M, *masseter intermedias* ; P, *masseter profundus, pars posterior* ; *p*, ptérygoïdien médial ; S_2, seconde lame de l'aponévrose moyenne inférieure, réclinée.

terminent en majorité sur la face profonde de la lamelle antéro-interne de l'aponévrose moyenne inférieure. Celles qui la prolongent directement s'implantent sur le triangle osseux à sommet antérieur, situé entre le bord inférieur de la fosse massétérine et la crête diagonale. Celles qui naissent de la face profonde se fixent sur les formations aponévrotiques sous-jacentes appartenant au masséter profond.

Masseter profundus.

Le chef profond comprend deux portions : antérieure et postérieure.

Pars anterior (Fig. 12).

Née du bord inférieur de l'arcade zygomatique (portion malaire), cette nappe charnue triangulaire se porte en direction du tubercule antérieur de la crête diagonale sur lequel elle se termine par un puissant trousseau fibreux. Sa direction est à peu près perpendiculaire au plan d'occlusion.

Pars posterior (Fig. 13).

En forme de tronc de cône oblique, à petite base supéro-postérieure ancrée fermement sur le versant antéro-externe du tubercule zygomatique antérieur, et grande base antéro-inférieure emplissant la fosse massétérine, la *pars posterior* se trouve au cœur de la musculature masticatrice, circonscrite par le temporal superficiel, le zygomatico-mandibulaire, le maxillo-mandibulaire, la *pars anterior*, le masséter moyen et le masséter superficiel.

L'armature aponévrotique de la *pars posterior* comprend deux lames tendineuses à fibres obliques vers le haut et l'arrière : les aponévroses profondes inférieure et supérieure.

Source : MNHN, Paris

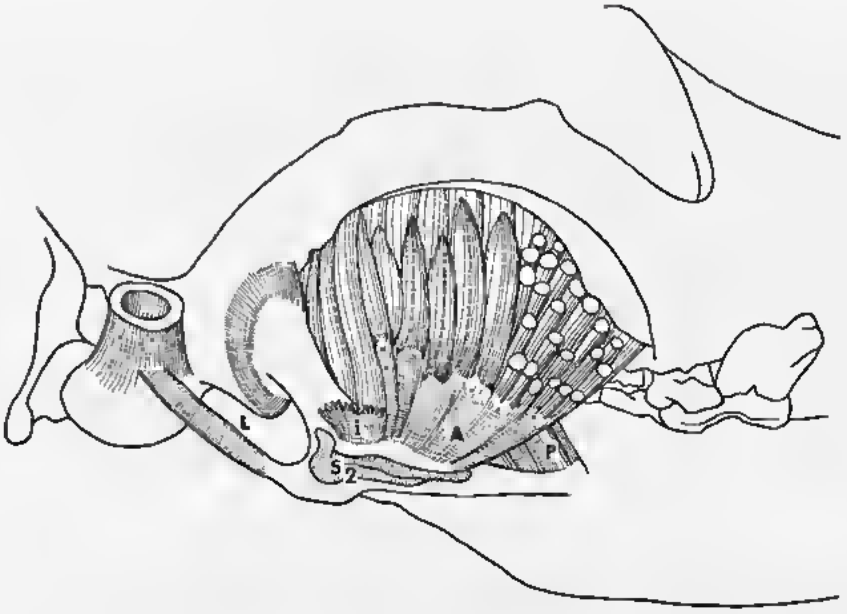


FIG. 12. — *Chef profond du masséter.*
A, aponévrose d'insertion du *masseter profundus, pars anterior* ; i, attache tendineuse du faisceau inconstant ; L, ligament méato-angulaire ; P, *masseter profundus, pars posterior* ; S_2, seconde lame de l'aponévrose moyenne inférieure, réclinée.

L'*aponévrose profonde inférieure* se fixe sur la mandibule au niveau de la « crête discontinue » (GASPARD, 1964), limite inférieure de la fosse massétérine. Elle revêt presque totalement la *pars posterior*. Les fibres aponévrotiques, presque perpendiculaires à celles du masséter superficiel, passent, à proximité du tubercule zygomatique antérieur, à des fibres charnues qui atteignent l'arcade zygomatique.

L'*aponévrose profonde supérieure* s'insère juste en avant de l'articulation temporo-mandibulaire, essentiellement sur le tubercule zygomatique antérieur. Certaines fibres tendineuses pénètrent, à travers la capsule, au sein de l'artieulation pour se fixer sur l'angle antéro-externe du ménisque. A partir

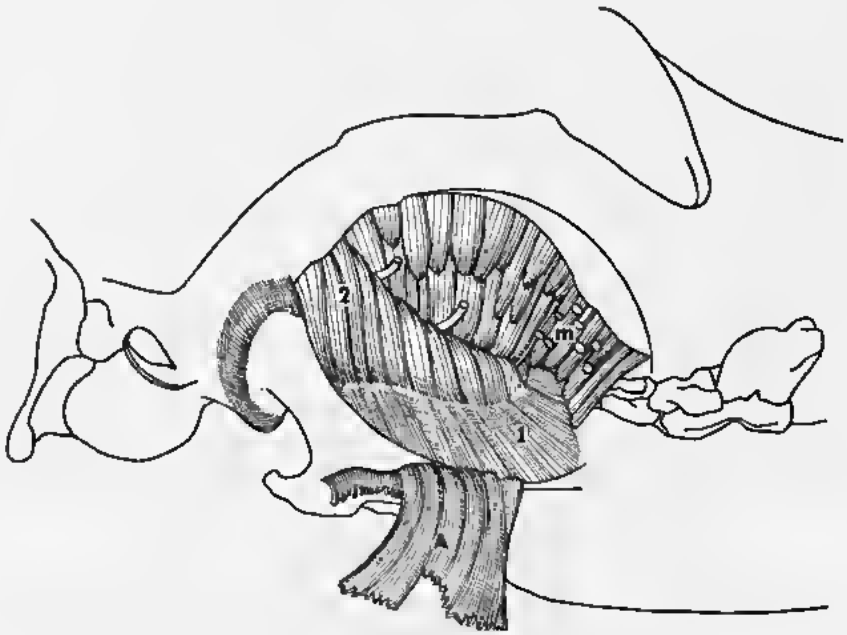


FIG. 13. — *Masseter profundus, pars posterior.*
1, aponévrose profonde inférieure ; 2, fascicules charnus profonds postérieurs ; A, *pars anterior* réclinée ; i, insertion tendineuse du chef innominé ; m, *maxillo-mandibularis*.

Source : MNHN, Paris

de leur origine, les fibres tendineuses rayonnent en éventail vers la fosse massétérine et aboutissent à des faisceaux charnus, au voisinage de la mandibule. Les fascicules musculaires se répartissent, par conséquent, en deux nappes superficielle et profonde, la première recouvrant intimement la seconde. La nappe superficielle groupe toutes les fibres charnues reliant la face interne de l'aponévrose profonde inférieure à la face externe de son antagoniste supérieure. La nappe profonde, constituée des fibres charnues sous-jacentes à l'aponévrose profonde inférieure, se projette directement dans la fosse massétérine dont elle occupe toute l'étendue.

Plus trapue que la *pars anterior*, la *pars posterior* représente un élément important du masséter. Sa forme pyramidale et son épaisseur d'une part, son armature tendineuse constituée de deux lames antagonistes, mobile et fixe, d'autre part, en font incontestablement le principal faisceau massétérin de puissance. Les directions moyennes des fibres du chef superficiel et de la *pars posterior* du chef profond, forment entre elles un angle admettant pour bissectrice la perpendiculaire abaissée du sommet coronoïdien sur le plan occlusal. La *pars posterior* apparaît donc comme un faisceau complémentaire du chef superficiel. Lorsque ces deux faisceaux se contractent simultanément, la force qu'ils développent se dirige de bas en haut, tangentiellement aux trajectoires mandibulaires.

Maxillo-Mandibularis.

L'individualité du maxillo-mandibulaire n'a été reconnue que récemment, sans être d'ailleurs admise par tous les anatomistes. La plupart des auteurs ne le mentionnent pas (Chauveau, Arloing et Lesbre, 1903 ; Bourdelle et Bressou, 1953 ; Barone, 1966). Miller, Christensen et Evans (1964), le font entrer, avec le *masseter profundus*, *pars posterior*, dans la composition du chef profond (« deep layer »). Inversement, Schumacher (1961) l'agrège au temporal dont il représenterait l'élément le plus superficiel.

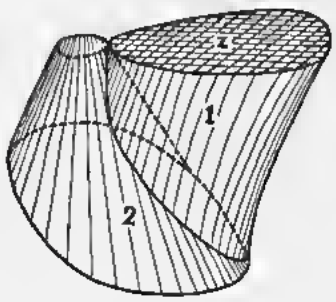


Fig. 14. — *Schématisation des rapports de la couche superficielle du maxillo-mandibularis et de la pars posterior du masseter profundus.* Les faisceaux charnus externes du maxillo-mandibulaire (1) prennent origine sur la face interne de l'arcade zygmatique (z), puis se portent en bas et en dedans pour se terminer sur le cône musculo-aponévrotique formé par le *masseter profundus*, *pars posterior* (2).

Yoshikawa et Suzuki (1962) le distinguent nettement, à la fois du masséter et du temporal, et lui reconnaissent, comme nous, une parfaite individualité.

De nature presque exclusivement charnue, le maxillo-mandibulaire prend origine sur la face profonde de l'arcade zygomatique. Ses faisceaux descendent verticalement et se terminent sur le versant antéro-supérieur du masséter profond (*pars posterior*), ainsi que sur la plage osseuse comprise entre la ligne d'insertion massétérine supérieure et la ligne inférieure de l'attache coronoïdienne du temporal (Fig. 14).

Le corps charnu se subdivise en trois parties : une couche superficielle et deux faisceaux profonds antérieur et postérieur. Une trame de tissu cellulaire, parfois difficilement perceptible tant ses mailles se resserrent, parfois lâche et riche en lobules adipeux, sépare les trois compartiments les uns des autres et livre passage aux nerfs et vaisseaux nourriciers.

La couche superficielle relie la face interne de l'arcade zygomatique au versant antéro-supérieur du masséter profond. Son attache occupe le tiers inférieur de l'arcade, depuis la suture maxillo-malaire jusqu'au tubercule zygomatique antérieur.

Les faisceaux charnus profonds, antérieur et postérieur, s'attachent en haut sur la face interne de l'arcade zygomatique, dans la partie laissée libre par la couche superficielle. Un plan de clivage apparaît au niveau de la suture temporo-malaire. Le faisceau antérieur s'insère en avant de cette suture, le postérieur en arrière. Les deux faisceaux se portent ensuite en direction de l'apophyse coronoïde et occupent la région située entre la fosse massétérine et l'insertion du temporal. Le maxillo-mandibulaire possède donc une direction moyenne nettement oblique (40° à 45°) de haut en bas et de dehors en dedans.

Zygomatico-Mandibularis.

En général, le zygomatico-mandibulaire n'est pas mentionné dans les Traités classiques ou les Monographies. Il a été cependant reconnu par Schumacher (1961) qui l'intègre au temporal sous le nom de « *pars supra-zygomatica* » et figuré par Miller, Christensen et Evans (1964). Starck (1935), Yoshikawa et Suzuki (1962) en font, comme nous, un muscle distinct.

Source : MNHN, Paris

Rubané et curviligne, le zygomatico-mandibulaire naît sur la partie supéricure de la racine transverse de l'apophyse zygomatique du temporal, déprimée en gouttière. L'origine se prolonge sur la *linea temporalis* [1]. Le muscle se dirige vers l'apophyse coronoïde qu'il longe tout d'abord extérieurement (près de son sommet), puis s'infléchit progressivement et se plaque contre le bord coronoïdien antérieur. Il se termine sur la lévre externe de ce dernier, dans ses deux tiers inférieurs.

Le zygomatico-mandibulaire, juxtaposé au temporal sur la plus grande partie de son parcours, relie donc d'un seul jet le bord antérieur de la branche montante à l'attache cranienne de l'arcade zygomatique, en dessinant une courbe régulière à convexité supérieure qui enjambe l'apophyse coronoïde.

Temporalis.

Le temporal atteint, chez les Carnivores, son maximum de puissance. C'est, de trés loin, le muscle céphalique le plus volumineux.

Nécs sur toute l'étendue de la fosse pariéto-temporale, le bord supérieur du ligament post-orbitaire et la crête sagittale, scs fibres se groupent en un corps puissant qui occupe tout l'espace compris entre le crâne et l'arcade zygomatique, puis s'implantent solidement sur les deux faces de l'apophyse coronoïde.

Chez l'adulte, les limites anatomiques ne peuvent être définies entre le temporal, le maxillo-mandibulaire et le zygomatico-mandibulaire. En outre, ces deux derniers muscles ne présentant pas de frontière précise avec le masséter, l'ensemble des faisceaux charnus et tendineux constituant le plan superficiel de la musculature masticatrice forme un tout difficilement dissociable. Par contre, le temporal est séparé très nettement des deux ptérygoïdiens médial et latéral avec lesquels il n'échange aucune fibre charnue et ne partage ni intersections tendineuses, ni lames aponévrotiques de constitution.

Traitant du temporal du Chien, DUBECQ (1925) estime que : « ce n'est qu'artificiellement qu'on peut lui décrire deux couches : superficielle et profonde ». Actuellement, les spécialistes de la musculature masticatrice lui reconnaissent pourtant au moins deux portions : SCHUMACHER[2] et YOSHIKAWA décrivent deux nappes charnues de part et d'autre de l'aponévrose intra-musculaire. En dépit de cela, les interprétations de DUBECQ, de SCHUMACHER et de YOSHIKAWA ne sont nullement contradictoires. DUBECQ s'inspire des schémas de l'Anatomie humaine tandis que SCHUMACHER et YOSHIKAWA se fondent sur ceux de l'Anatomie vétérinaire. Ces deux façons de voir aboutissent, en définitive, à un même plan d'organisation. Ce que DUBECQ considère, chez les Mammifères, comme portion superficielle du temporal est l'homologue du *feuillet* de dédoublement *profond* de l'aponévrose temporale (auquel peuvent s'ajouter quelques fascicules charnus naissant directement de l'arcade zygomatique), c'est-à-dire ce que TESTUT a nommé, chez l'Homme, le *faisceau jugal*. Pour DUBECQ, la *portion superficielle* du temporal est donc représentée par la lame musculo-fibreuse interne résultant du clivage, au-dessus de l'arcade zygomatique, de l'aponévrose temporale. La lame externe prolonge directement le *fascia* et se fixe sur le bord supérieur de l'arcade [3]. Dans cette optique, la *portion profonde* est constituée par l'éventail musculo-tendineux qui occupe la fosse pariéto-temporale, puis descend à travers la fosse zygomatique et se termine sur le coroné. Or il se trouve que, chez le Chien, l'aponévrose temporale recouvre intégralement le muscle temporal et ne présente aucune indication de lame de dédoublement musculo-fibreuse sus-zygomatique. DUBECQ peut donc affirmer que le temporal canin : « constitue une masse unique », ce qui revient à dire qu'il n'existe pas de portion superficielle et que l'ensemble du muscle représente la portion profonde.

En revanche, SCHUMACHER et YOSHIKAWA ne fondent point leurs systèmes sur la nature de l'*aponévrose d'enveloppe* du temporal (*fascia temporalis*, *lamina superficialis* ou *lamina profunda*), mais sur son *aponévrose d'insertion*, c'est-à-dire le tendon plat de constitution qui arme, intérieurement, l'éventail charnu que DUBECQ considère comme portion profonde. Suivant la conception des vétérinaires, la portion superficielle du temporal correspond ainsi au penne charnu situé entre l'aponévrose d'enveloppe (fascia) et l'aponévrose d'insertion (Sehenspiegel), tandis que la portion profonde représente le penne charnu compris entre la surface cranienne et l'aponévrose d'insertion. Lorsqu'ils parlent de portions « superficielle » et « profonde » du temporal, médecins et vétérinaires ne désignent point, par

1. Chez certains Canidés sauvages, deux ou trois crêtes puissantes sillonnent la gouttière zygomatique.

2. Indépendamment du zygomatico-mandibulaire qu'il intégre au temporal, sous le nom de *pars supra-zygomatica*.

3. L'espace délmité par ces deux lames n'est autre que l'*espace sus-zygomatique* de l'Anatomie humaine, empli de tissu cellulo-adipeux, dans lequel cheminent : les vaisseaux zygomatico-malaires, l'artère temporale profonde postérieure et les veines satellites.

Source : MNHN, Paris

conséquent, les mêmes choses. Par portion superficielle, les anatomistes humains désignent le contingent charnu inconstant qui peut doubler intérieurement l'aponévrose d'enveloppe du temporal ; par portion profonde, ils entendent tout le reste du muscle. Au contraire, les vétérinaires n'intègrent pas au temporal les formations charnues inconstantes de son *fascia*. Pour eux, le temporal dans sa totalité correspond à ce que les médecins considèrent comme portion profonde. De plus, ces derniers auteurs divisent le temporal en portions superficielle et profonde qui ne sont donc plus que des subdivisions de la couche profonde de l'Anatomie humaine. On s'explique ainsi très bien que SCHUMACHER et YOSHIKAWA trouvent deux couches où DUBECQ affirme n'en trouver qu'une.

Mais les médecins et les vétérinaires ne sont point les seuls à s'être intéressés à l'architecture du temporal; de nouveaux plans ont été proposés, ce qui ajoute encore à la confusion. L'analyse comparée de ces autres travaux nous permet de les classer en deux familles :

— Plusieurs auteurs emploient en même temps, avec une liberté regrettable, les deux systèmes ci-dessus et reconnaissent par conséquent tantôt deux, tantôt trois couches au temporal ; deux, lorsque l'aponévrose temporale est exclusivement fibreuse (il s'agit alors des deux couches de l'Anatomie vétérinaire) ; trois, lorsque l'aponévrose temporale présente un épaississement charnu (la couche superficielle correspond alors exactement à la portion superficielle décrite par les médecins ; les couches moyenne et interne, aux faisceaux superficiel et profond des auteurs vétérinaires). C'est ce système hybride, très critiquable, qu'adoptent, à la suite de STRAUS-DÜRCKHEIM (1845), la plupart des zoologistes dans leurs monographies.

— La seconde tendance, toute récente, est celle des dentistes japonais d'Osaka : HANAI, OHTANI, SAWA et FUGIWARA. Pour eux, le temporal se réduit à ce que DUBECQ nomme la portion profonde ; ils partagent donc le point de vue des vétérinaires ; mais, à la différence de ces derniers, ils subdivisent le muscle non seulement sagittalement, mais aussi frontalement ; ils lui reconnaissent ainsi une *pars orbitalis* (antérieure) et une *pars temporalis* (postérieure) qu'ils scindent en deux faisceaux : *pars temporalis superficialis* et *pars temporalis profunda*. Quoique leur schéma ne concerne que les Lagomorphes, il peut s'appliquer aux autres Mammifères (LEMIRE, 1966, et LEMIRE-BELMONT, 1966, ont fait appel au système de HANAI respectivement pour *Deomys ferrugineus* Thomas et pour les Lagomorphes).

Nous adopterons, dans la description du temporal qui va suivre, un plan synthétique valable pour l'ensemble des Mammifères. Nous avons été amené à compléter, en les remaniant, les différents schémas proposés jusqu'à présent. Nous distinguerons au temporal une *tunique* et un *corps musculaire*. La tunique pourra, suivant les espèces, être hétérogène, tendineuse et charnue, ou se réduire à une membrane exclusivement fibreuse. Le corps musculaire sera divisé en deux portions : la *pars orbitalis* en avant, la *pars temporalis* en arrière ; cette dernière se subdivisera à son tour en deux couches, superficielle et profonde, situées de part et d'autre de l'aponévrose intra-musculaire de constitution ou tendon du temporal.

TUNIQUE DU TEMPORAL.

Chez les Canidés, le temporal est recouvert sur toute son étendue par une lame fibreuse extrêmement résistante, délimitant avec la paroi latérale du crâne la « loge » du muscle. Elle s'insère sur la crête occipitale externe, de l'inion à la racine postérieure de l'apophyse zygomatique du temporal ; sur le bord supérieur de l'arcade zygomatique (secteurs temporal et jugal) jusqu'à l'apophyse orbitaire du malaire ; sur le versant postéro-supérieur du ligament post-orbitaire ; sur l'apophyse orbitaire du frontal, la crête frontale sus-orbitaire et enfin la crête sagittale.

Le *fascia temporalis* peut se dédoubler en deux lames fibreuses : *lamina superficialis* et *lamina profunda*. Toutefois, ces deux feuillets s'accolent toujours intimement dans leur moitié supérieure ; le dédoublement n'existe réellement que dans la moitié inférieure. Assez souvent, les deux plans fibreux demeurent séparés par une couche cellulo-adipeuse discrète et se jettent sur le bord supérieur de l'arcade zygomatique. Quoi qu'il en soit, et comme l'a remarqué DUBECQ, le plan interne de nature exclusivement fibreuse chez le Chien, ne possède aucune doublure charnue. Ce que les anatomistes humains désignent sous le nom de portion superficielle du temporal ne présente donc aucun équivalent chez les Canidés.

Source : MNHN, Paris

Corps musculaire du temporal (Fig. 15).

Le corps musculaire, déployé en éventail, correspond à ce que Schumacher et Yoshikawa nomment *m. temporalis* et à ce que les anatomistes humains appellent portion profonde. Le tendon du temporal le partage en trois faisceaux. Toutes les fibres charnues, quelle que soit leur origine, se terminent soit sur le tendon intra-musculaire, soit sur l'apophyse coronoïde.

Tendon du temporal.

Le tendon — aponévrose intra-musculaire de constitution — se fixe très solidement sur le pourtour de l'apophyse coronoïde au niveau : du bord postérieur, au-dessus de l'échancrure sigmoïde ; du sommet coronoïdien arrondi et généralement extraversé ; de toute l'étendue du bord antérieur. Il se prolonge jusqu'à la facette triangulaire rétro-molaire. La ligne d'insertion se place en dedans de celles du masséter

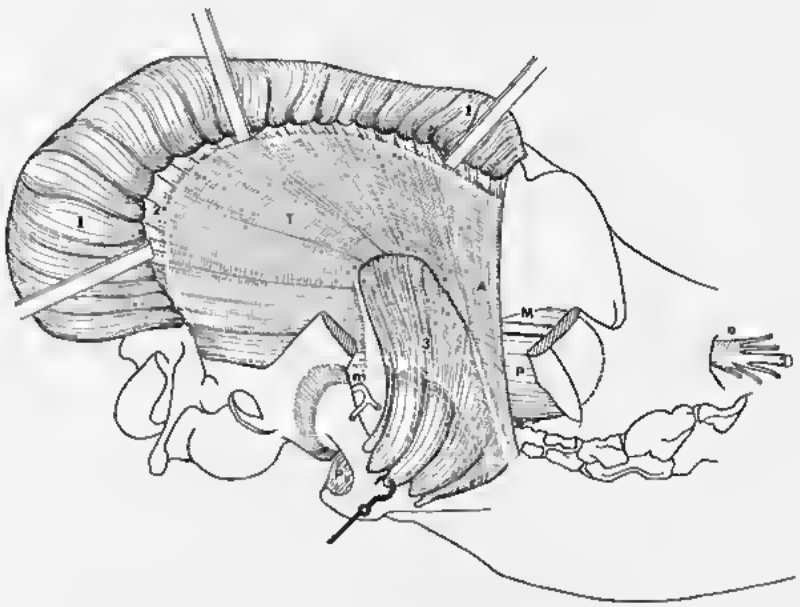


Fig. 15. — *Temporal de Chien* (côté droit).

1, fascicules charnus superficiels partiellement désinsérés et écartés vers le haut ; 2, fascicules charnus profonds ; 3, fascicules internes du zygomatico-mandibulaire et externes du temporal ; A, demi-cornet antérieur réfléchi du tendon du temporal M, n. maxillaire supérieur ; m, n. massétérin ; o, n. sous-orbitaire ; P, ptérygoïdien médial apparaissant vers l'avant, au-dessous, de l'orbite, et vers l'arrière, en dedans de l'apophyse angulaire ; T, tendon du temporal, lame aponévrotique de constitution para-sagittale, séparant les couches charnues superficielle et profonde de la *pars temporalis*.

profond, du maxillo-mandibulaire et du zygomatico-mandibulaire. C'est le lieu d'aboutissement de toutes les fibres tendineuses intra-musculaires du temporal, lesquelles composent une nappe para-sagittale très étendue, réfléchie en dedans dans sa partie antérieure. Au fur et à mesure que les fibres tendineuses plongent en direction de l'apophyse coronoïde, l'aponévrose diminue en surface mais s'accroît en épaisseur.

Les fibres les plus antérieures descendent verticalement suivant un trajet hélicé et composent un demi-cornet orienté transversalement et ouvert en avant. Ce dernier divise nettement, à la manière d'une cloison de refend, le plan musculaire en deux parties : antérieure, *pars orbitalis*, et postérieure, *pars temporalis*. Les autres fibres, redressées vers l'avant, presque horizontales en arrière, constituent une série de languettes flexueuses contenues dans le plan du coroné. La lame tendineuse partage donc la portion postérieure du muscle en deux couches : *pars temporalis superficialis* et *pars temporalis profunda*. Le temporal se trouve ainsi divisé en trois faisceaux : un antérieur conique et vertical (*pars orbitalis*), deux postérieurs (superficiel et profond) aplatis de dehors en dedans, étalés en surface, et constitués de fibres d'autant plus horizontales que plus postérieures.

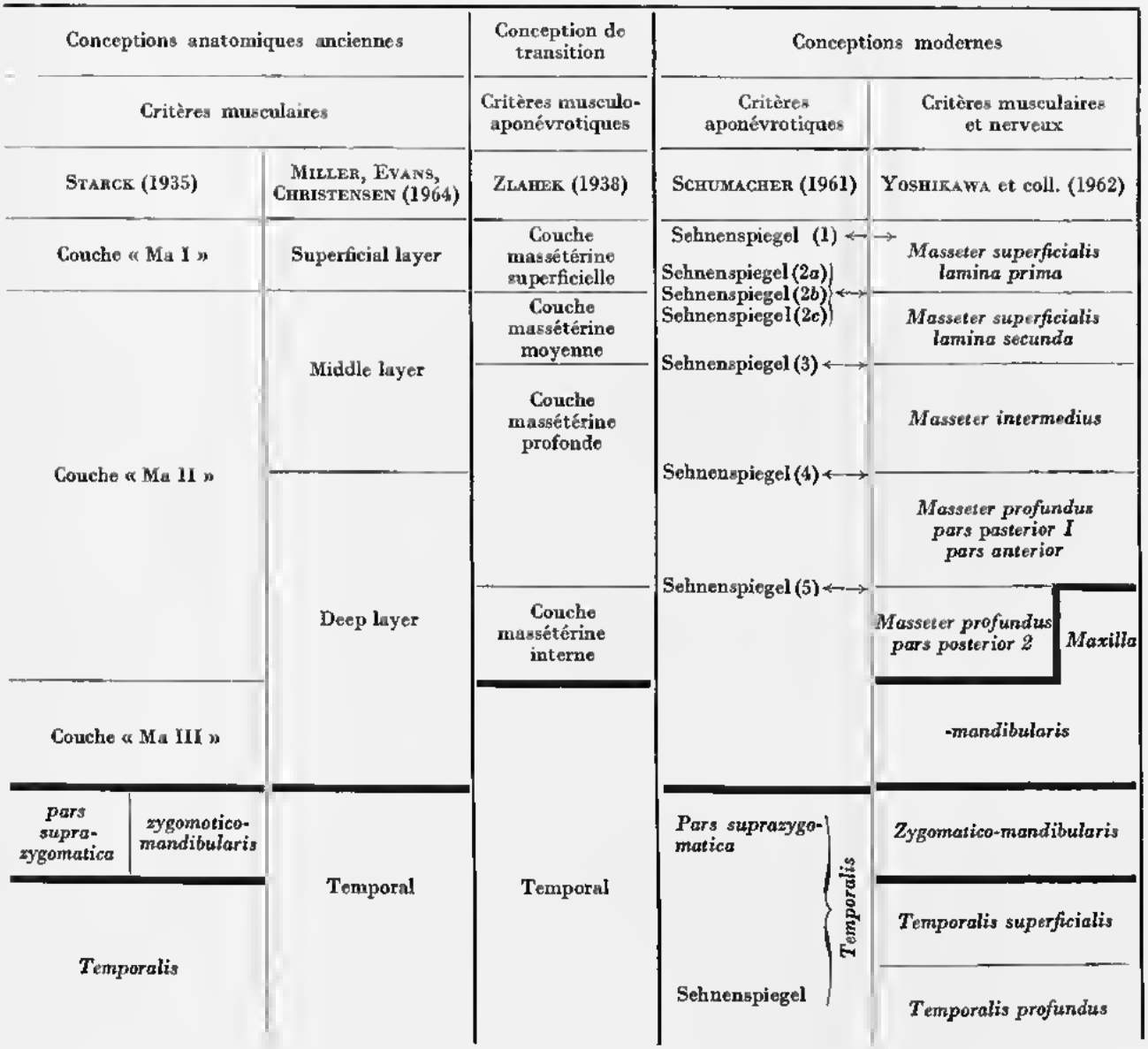
Source : MNHN, Paris

Tableau I : Correspondance entre les principaux systèmes de classification

Conception physiologique	Conception ontogénique	Conceptions anatomiques anciennes		
Critères fonctionnels	Critères embryologiques	Critères musculaires		
LAFOND (1923)	TOLDT (1905)	STRAUS-DURCKHEIM (1845)	ALLEN (1880)	DUBECQ (1925)
Faisceau d'ajustement	Portion superficielle (dérivé massétérin)	Masséter	1re couche du masséter	Faisceau angulo-zygomatique
			2e couche	
Faisceau d'ajustement et de puissance	Portion profonde (dérivé massétérin)		3e couche	Faisceau mandibulo-zygomatique
			4e couche	
Faisceau de puissance	Zygomatico-mandibulaire (dérivé crotaphique)	Couche superficielle musculo-fibreuse du temporal	Temporal	Faisceau zygomatico-coronoïdien (inconstant)
		Faisceau postérieur de renfort		
Faisceaux de puissance : postérieur / moyen / antérieur	Crotaphite	Temporal profond		Temporal à une seule couche ou à deux couches : superficielle et profonde

Source : MNHN, Paris

des divisions du masséter et du temporal chez les Carnivores



Source : MNHN, Paris

Pars orbitalis.

La *pars orbitalis* s'insère en haut, directement, par des fibres charnues, sur le triangle osseux que limitent : l'arc joignant le point le plus antérieur de la crête sagittale au sommet de l'apophyse orbitaire du frontal ; la crête osseuse, oblique de haut en bas, d'avant en arrière et de dehors en dedans, véritable pilier inférieur de l'apophyse orbitaire du frontal ; et la projection sur la surface exocranienne de la lame antéro-transversale (réfléchie intérieurement) de l'aponévrose intra-musculaire.

Toutes les fibres charnues qui prennent origine sur ce triangle osseux se portent directement en bas et se terminent, soit à l'intérieur du demi-cornet tendineux, soit sur le bord antérieur de la branche montante, soit enfin sur la facette rétro-molaire. Elles constituent ainsi un faisceau conique dressé verticalement sur sa pointe, véritable élévateur de la mandibule [1]. L'insertion mobile de la *pars orbitalis* se prolonge souvent jusqu'à l'attache du buccinateur.

Pars temporalis.

La *pars temporalis* comprend deux faisceaux situés de part et d'autre du tendon du temporal. Les fibres charnues forment, par conséquent, deux unités fonctionnelles, externe et interne. Les fibres externes relient la face profonde du *fascia temporalis* à la face externe du tendon du temporal et de l'apophyse coronoïde. Essentiellement élévatrices, elles sont également, quoique dans une moindre mesure, capables de déplacer la mandibule en dehors. Les fibres internes relient la face profonde du tendon du temporal et de l'apophyse coronoïde à la surface exocranienne. Élévatrices comme les précédentes, elles développent aussi une composante transversale et peuvent attirer la branche montante en dedans. Les deux couches de la *pars temporalis* sont toujours inégales par suite de la plus grande épaisseur du faisceau profond et de l'extension de son insertion mandibulaire jusqu'à l'échancrure dentaire.

En outre, la direction des fibres charnues varie régulièrement : verticales antérieurement, elles deviennent peu à peu obliques, puis horizontales vers l'arrière. Les muscles temporaux ne sont donc point uniquement élévateurs et diducteurs mais, par surcroît, rétropulseurs.

La *pars temporalis* ceint la calotte cranienne, formant généralement un véritable casque musculaire.

Compte tenu de la diversité des opinions émises, le tableau I résume les correspondances entre les différents faisceaux massétérins et temporaux.

Pterygoideus medialis.

Contrairement au masséter et au temporal, les ptérygoïdiens médial et latéral ont été assez peu étudiés jusqu'à présent ; aussi n'existe-t-il pas, pour ces deux muscles, de système de classification des faisceaux élémentaires, hormis celui de Schumacher (1961). Nous avons repris ce problème et proposé une nouvelle interprétation de la texture des ptérygoïdiens (Gaspard, 1964, 1965, 1966 et 1967). Étant donnée l'extrême complexité du ptérygoïdien médial, nous diviserons notre description en deux parties : dans la première, nous mettrons en place les éléments tendineux intra-musculaires; dans la seconde, nous décrirons les divers faisceaux charnus, en les orientant par rapport aux aponévroses de constitution mobiles et fixes d'une part, aux aires d'insertion cranio-faciales, d'autre part.

Armature aponévrotique.

Nous reconnaîtrons à l'armature aponévrotique du ptérygoïdien médial deux éléments antagonistes : l'un mobile, d'insertion mandibulaire, l'autre fixe, d'insertion cranio-faciale. Tandis qu'au niveau du masséter, l'élément tendineux fixe et l'élément mobile se subdivisent en une série alternante de lames aponévrotiques, dans le ptérygoïdien médial au contraire, l'élément mobile n'est pas constitué de lames indépendantes mais d'un seul feuillet fibreux plusieurs fois replié sur lui-même [2],

Pour faciliter la dissection et la description des ptérygoïdiens nous avons, à l'inverse de la méthode

1. Chez l'Homme, plusieurs anatomistes ont également ressenti la nécessité de diviser le temporal dans le sens antéro-postérieur ; ainsi, à la suite de Macalister, Ledouble distingue deux chefs : zygomatique et temporo-sphénoïdal ; Rouvière et Olivier partagent ce point de vue.

2. Si la « stratification » du masséter provient d'un découpage de la masse contractile par une série de tendons plats disposés en chicane celle du ptérygoïdien médial résulte du plissement de son armature aponévrotique mobile.

Source : MNHN, Paris

généralement employée, abordé ces derniers par leur face profonde à partir d'une coupe sagittale de la tête, puis réséqué progressivement au bistouri les divers faisceaux musculo-tendineux, de dedans en dehors (de l'oro-pharynx vers la mandibule).

Armature tendineuse mobile.

L'armature tendineuse mobile, d'insertion mandibulaire, présente à considérer, de dedans en dehors : une lame recouvrante profonde, une cloison antérieure de refend, une lame intermédiaire intra-musculaire et une lamelle externe (Fig. 16 et 17).

La *lame recouvrante* s'attache solidement sur la crête rugueuse traversant, d'arrière en avant, la facette inféro-interne de l'apophyse angulaire. A partir de cette ligne d'insertion, les fibres tendineuses se portent vers le crâne obliquement en avant, en haut et en dedans.

Les faisceaux postérieurs forment un angle voisin de 45° avec le plan sagittal ; les antérieurs se dressent presque verticalement ; les intermédiaires s'orientent suivant un angle compris entre ces deux valeurs extrêmes. Vers l'arrière, la lame recouvrante s'étend au-delà du sommet gonial et pousse son insertion tout au long du ligament méato-angulaire. Les pinceaux tendineux se dirigent vers la lame naso-pharyngienne, reliés à cette dernière par l'intermédiaire de petits faisceaux charnus en flammes.

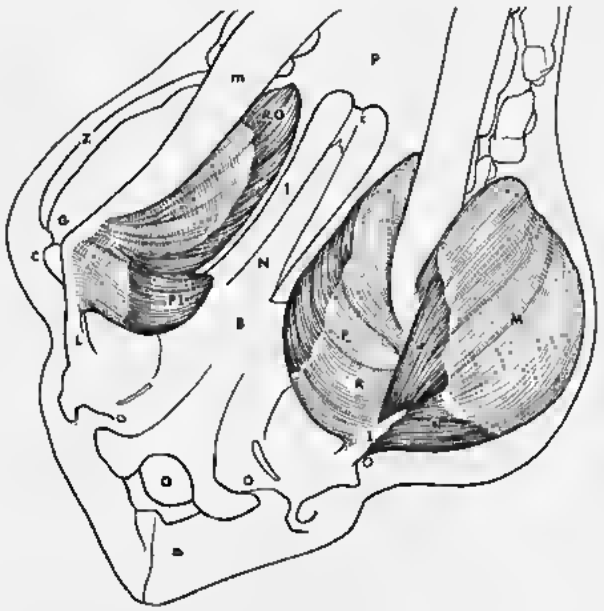


Fig. 16. — *Vue inférieure des ptérygoïdiens médiaux et du masséter gauche chez le Chien.*

B, base du crâne (basisphénoïde prolongé par le basi-occipital) ; C, condyle mandibulaire ; *c*, choanes ; G, gonion ; L, ligament méato-angulaire ; 1, lame naso-pharyngienne ; M, masséter ; *m*, corps mandibulaire ; N, canal naso-pharyngien ; O, trou occipital ; P, ptérygoïdien médial ; *p*, palais ; *Pi*, chef postéro-interne du ptérygoïdien médial ; R, lame recouvrante du ptérygoïdien médial ; RO, faisceau rétro-orbitaire du ptérygoïdien médial ; *r*, *pars reflexa* du masséter ; *s*, faisceaux sus-angulaires du masséter ; Z, arcade zygomatique.

Le *feuillet antérieur*, ou cloison de refend antérieure, ne présente aucune solution de continuité avec la lame recouvrante dont il n'est que la réflexion vers l'extérieur. Il s'ancre sur la face interne de la région pré-angulaire de la branche montante, prolongeant, en dedans et vers l'avant, la lame tendineuse précédente. Son aspect est celui d'un demi-cornet, ouvert vers l'arrière, à grande base antéro-supérieure et sommet tronqué postéro-inférieur. Il comprend : une *portion latérale interne*, régulièrement raccordée à la lame recouvrante ; une *portion antérieure réfléchie*, dirigée vers la mandibule, qui engaine le corps musculaire ptérygoïdien et entre dans la constitution de son bord antérieur ; une *portion externe*, voisine de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne d'Hovelacque et Virenque, émettant vers l'avant et le haut une expansion hélicée qui recouvre, en s'épanouissant, le chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial (cette expansion atteint presque la crête orbitaire postérieure) ; enfin, une *portion transversale*, dirigée vers la lame recouvrante, séparant incomplètement les chefs charnus ptérygoïdiens antérieur et postéro-externe.

Par sa forme générale, le feuillet aponévrotique antérieur rappelle la morphologie du « pétale à onglet » des botanistes, dans lequel l'onglet correspondrait à la portion antérieure engainante, le limbe au prolongement qui recouvre le chef ptérygoïdien sous-orbitaire, et l'échancrure à la béance verticale par laquelle les fascicules charnus antérieurs et postéro-externes entrent en contact.

La *lame intermédiaire intra-musculaire* se fixe sur l'arête interne de l'apophyse angulaire. Son insertion se poursuit sur le ligament méato-angulaire pour se souder à la lame recouvrante. Les fibres se portent obliquement en haut, en avant et légèrement en dedans, en direction de la lame naso-pharyngienne. Elles se prolongent par des pinceaux charnus avant d'atteindre cette dernière. La lame intermédiaire partage donc, sagittalement, la masse charnue ptérygoïdienne postérieure en deux faisceaux postéro-externe et interne. Elle mérite bien son épithète d'intra-musculaire.

La *lamelle tendineuse externe* s'insère sur la crête arciforme qui limite, en haut et en avant, la région pré-angulaire. Elle s'attache au niveau de la jonction des portions profonde et transversale du feuillet

Source : MNHN, Paris

antérieur réfléchi. Les fibres se dirigent en haut et en dedans, vers la base du crâne qu'elles atteignent par l'intermédiaire de courts segments charnus. Cette lamelle limite antérieurement le corps musculaire externe.

*
* *

Tous les constituants de l'élément mobile de l'armature aponévrotique du ptérygoïdien médial se prolongent ou se raccordent les uns aux autres en formant un ensemble plissé d'un seul tenant. Dans ces conditions, la distinction de feuillets élémentaires s'avère artificielle. Le ptérygoïdien médial ne possède aucun agencement lamellaire comparable à celui du masséter, ce qui entraîne d'importantes conséquences fonctionnelles. En effet, s'il est possible de considérer, du point de vue physiologique, chaque faisceau massétérin comme un petit muscle autonome, par suite de l'indépendance parfaite des tendons mobiles, un tel découpage semble beaucoup plus difficile en ce qui concerne le ptérygoïdien médial. L'élément tendineux d'insertion mandibulaire de ce dernier étant indivis, se trouve toujours sollicité *dans son ensemble*, quels que soient les chefs charnus qui se contractent. Nous relevons chez les Carnivores une concordance entre deux propriétés remarquables du ptérygoïdien médial :

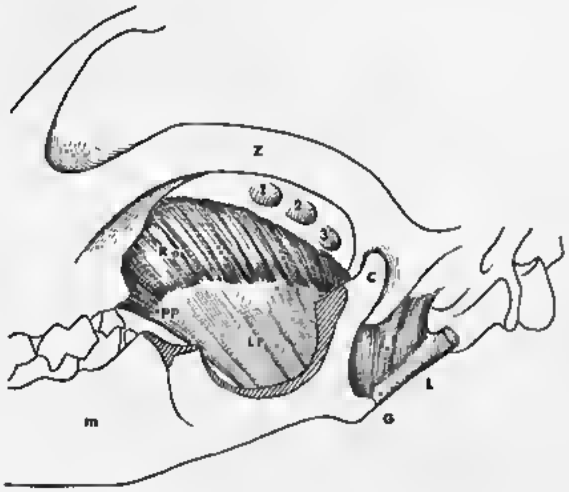


FIG. 17. — *Mise en évidence, après résection de l'apophyse coronoïde, de la face externe du ptérygoïdien médial chez Canis familiaris.* (côté gauche).

C : condyle mandibulaire; G : gonion; L : ligament méato-angulaire; L.P. : lame profonde ; *m*, : corps mandibulaire ; *p.p.* : portion profonde ; R.*o.* : chef rétro-orbitaire ; Z : arcade zygomatique ; 1 : trou optique ; 2 : fente sphénoïdale ; 3 : trou grand rond.

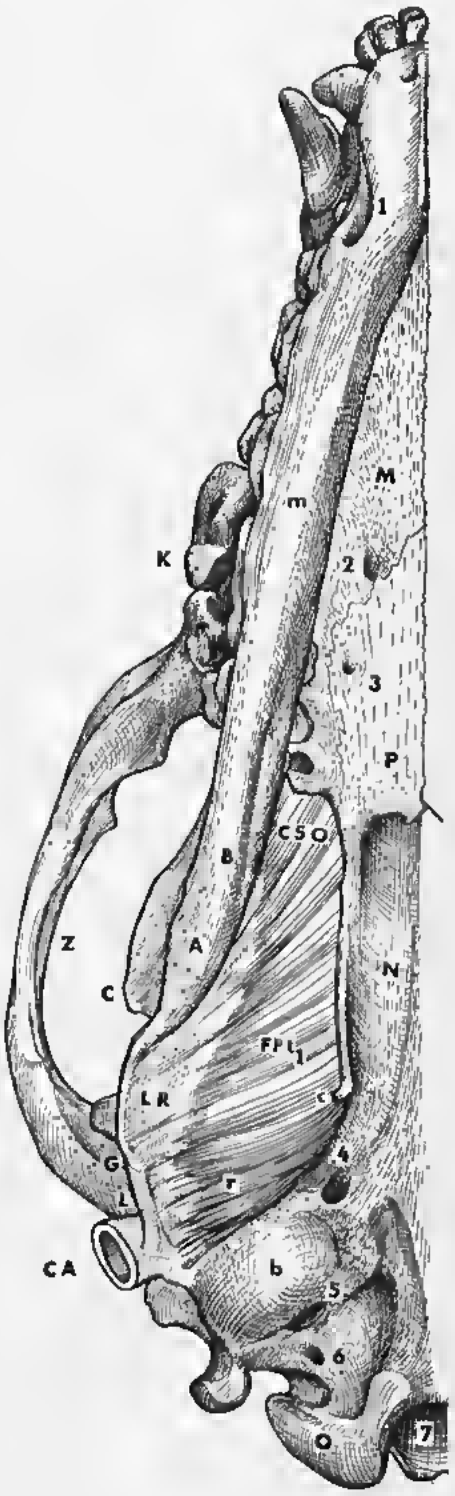


FIG. 18. — *Vue inférieure du ptérygoïdien médial* (côté droit).

A, région angulaire de la mandibule; B, bord inférieur de la branche montante; *b*, bulle tympanique ; C, coroné ; C.A., conduit auditif externe ; C.S.O., chef sous-orbitaire ; F.P.I.$_1$, faisceau postéro-interne (I^{re} lame) ; G, gonion ; K, carnassière ; L, *ligamentum meato-angulare* ; L.R., lame recouvrante ; M, maxillaire ; *m*, mandibule ; N, canal naso-pharyngien ; O, condyle occipital ; P, palatin ; *r*, faisceau rétra-mandibulaire ; Z, arcade zygomatique ; 1, trou mentonnier ; 2, trou palatin postérieur principal ; 3, trou palatin postérieur accessoire ; 4, trou ovale ; 5, canal carotidien ; 6, trou condylien ; 7, *foramen magnum*.

Source : MNHN, Paris

— sa forme en tronc de cône, à petite base inféro-postérieure fermement ancrée sur la mandibule, grâce à laquelle toute la force déployée se concentre sur une surface relativement réduite ;

— l'unicité de son armature aponévrotique mobile qui limite le jeu différentiel des chefs charnus.

Ces deux propriétés se conjuguent, ce qui permet au ptérygoïdien médial de mouvoir efficacement la mâchoire inférieure en actionnant l'apophyse angulaire sur laquelle se concentrent tous les efforts développés. On comprend aisément que, par leur jeu combiné, les deux muscles antimères mobilisent verticalement la mâchoire inférieure ; de plus, par leur jeu différentiel, ils peuvent également lui imprimer un mouvement de godille se traduisant, au niveau des dents jugales, par l'accomplissement de déplacements elliptiques ou hélicoïdes dont nous verrons plus loin l'intérêt.

Armature tendineuse fixe (Fig. 19).

A l'inverse de l'armature mobile, l'armature fixe du ptérygoïdien médial comprend des aponévroses qui demeurent indépendantes les unes des autres ; ces lames tendineuses parasagittales se glissent, de haut en bas, entre les feuillets de l'ensemble tendineux inséré sur la mandibule. De la surface profonde du muscle vers la branche montante, on rencontre successivement deux aponévroses moyennes, supérieure et supéro-externe.

L'*aponévrose moyenne supérieure* s'insère sur la face externe de la lame naso-pharyngienne, suivant une ligne à concavité supérieure issue du milieu du bord postérieur, à l'union des deux ailes de l'apophyse ptérygoïde, et tangente à son bord inférieur. Les fibres aponévrotiques s'orientent en bas, en arrière et légèrement en dehors. L'aponévrose moyenne supérieure se glisse entre les lames recouvrante profonde et intermédiaire de l'armature mobile. Elle renforce la couche charnue interne du ptérygoïdien médial. Elle pénètre dans le « cornet » antérieur en se réfléchissant légèrement à ce niveau.

L'*aponévrose supéro-interne* s'attache sur la crête rugueuse située au niveau de la face externe de la lame naso-pharyngienne, à mi-distance de son bord libre et de la base du crâne ; cette crête correspond au ressaut de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde. Les fibres aponévrotiques se glissent entre les lames intermédiaire et externe de l'armature mobile. L'aponévrose supéro-externe soutient, par conséquent, le faisceau juxta-mandibulaire du ptérygoïdien médial.

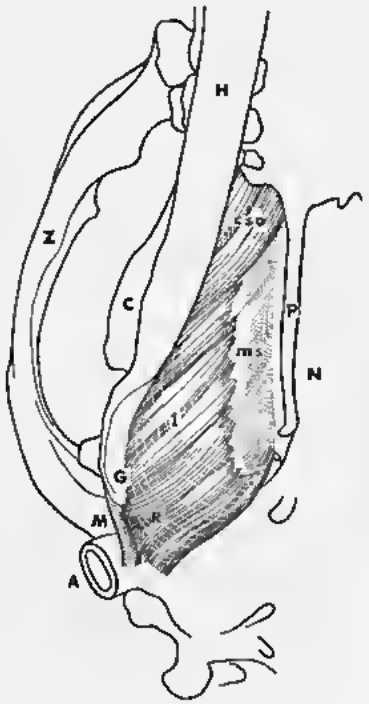


FIG. 19. — *Aponévrose moyenne supérieure* (m.s.) *du ptérygoïdien médial* du Chien (côté droit).
A, conduit auditif externe fibreux ; C, coroné ; C.S.O., chef sous-orbitaire ; G, gonion ; H, branche horizontale de la mandibule ; M, ligament méato-angulaire ; N, canal naso-pharyngien ; *p*, lame ptérygoïdienne ; R, faisceaux rétro-angulaires ; 1, *pars posterior, lamina prima* ; Z, arcade zygomatique.

COUCHES CHARNUES.

Nous distinguerons trois faisceaux musculaires : antérieur, postérieur, inférieur et postéro-supérieur, nommés respectivement *pars anterior*, *pars posterior lamina prima* et *pars posterior lamina secunda*.

La *pars anterior*, ou faisceau charnu antérieur, ou chef sous-orbitaire, occupe l'espace compris entre les diverses portions, profonde, antérieure réfléchie, externe et transversale, du feuillet antérieur de l'armature aponévrotique mobile. Elle prend la forme d'un cône oblique à sommet tronqué mandibulaire et base cranio-faciale. Cette dernière recouvre la zone d'insertion fixe correspondant, en avant de la verticale passant par la fente sphénoïdale, aux fosses maxillaire et sphéno-palatine. Antérieure par rapport au ptérygoïdien latéral, la *pars anterior* du ptérygoïdien médial répond à la face inféro-interne de l'orbite. Faisceau de puissance, dirigé d'arrière en avant, légèrement incliné vers le haut et l'intérieur, son orientation lui permet d'intervenir dans les mouvements énergiques et de grande amplitude. C'est, sans doute, l'un des éléments moteurs les plus importants dans l'exercice des mouvements mandibulaires de rotation axiale.

La *pars posterior lamina prima*, ou faisceau charnu postéro-inférieur, prolonge vers l'arrière le chef précédent. Elle s'intercale entre les lames recouvrante profonde et intermédiaire de l'armature aponévrotique mobile. L'aponévrose moyenne antérieure la divise partiellement dans le sens sagittal. Les fibres charnues relient les lames aponévrotiques antagonistes, suivant une direction oblique de

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

debors en dedans et de bas en haut. Le faisceau postéro-inférieur s'implante au-dessous du ptérygoïdien latéral. Il peut donc participer à la fois aux mouvements hélicoïdes d'ajustement et aux mouvements rotatoires de puissanee.

La *pars posterior lamina secunda*, ou faisceau charnu postéro-supérieur, de direction plus nettement transversale, s'étend en arrière du ptérygoïdien latéral, entre la facette supéro-interne de l'apophyse angulaire et l'aire d'insertion fixe située en arrière du trou grand rond. L'aponévrose externe supérieure charpente intérieurement la *pars posterior lamina secunda*. La lame externe, ainsi que les aponévroses transversale et intermédiaire de l'armature mobile l'isolent des deux éléments musculaires qui précèdent. Son orientation lui permet d'intervenir activement dans l'accomplissement des mouvements hélicoïdaux de latéralité.

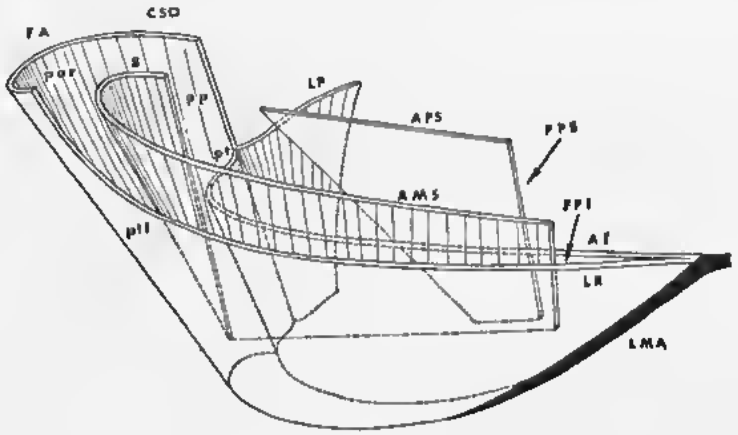


Fig. 20. — *Diagramme de l'armature aponévrotique du ptérygoïdien médial du Chien* (côté droit).

AI, lame intermédiaire intra-musculaire ; AMS, aponévrose moyenne supérieure ; APS, aponévrose profonde supérieure; CSO, corps charnu sous-orbitaire ; FA, feuillet antérieur de l'armature aponévrotique mobile; FPI, faisceau postéro-interne; FPS, faisceau postéro-superficiel; LMA, ligament méato-angulaire ; LP, lamelle profonde ; LR, lame recouvrante ; par portion antérieure réfléchie ; *pli*, portion latérale interne ; *pp*, portion profonde du feuillet antérieur ; *pt*, portion transversale; R, portion réfléchie de l'aponévrose moyenne supérieure

Pterygoideus lateralis.

Tronconique, à grande base interne ptérygoïdienne et petite base externe mandibulaire, le ptérygoïdien latéral paraît beaucoup plus réduit chez le Chien que chez la plupart des autres Mammifères. Accolé intimement à la base du crâne, il ne s'oriente pas tout à fait transversalement, mais se porte obliquement, d'avant en arrière et de dedans en dehors.

Aplati de haut en bas, il est constitué par un ensemble de fascicules cylindriques et prismatiques, parallèles les uns aux autres. Une lame aponévrotique d'insertion fixe le partage en deux couches, supérieure et inférieure, et occupe toute sa largeur. Elle apparaît sous forme d'un liseré tendineux longitudinal. Une seconde aponévrose, mobile, se fixe sur la mandibule en participant à la constitution de la face inférieure du muscle.

Le ptérygoïdien latéral émet un trousseau tendineux qui, après avoir traversé la capsule articulaire, se dissocie pour se noyer dans la trame fibreuse du ménisque de l'articulation temporo-mandibulaire.

***

Le tableau II donne les correspondances entre la nomenclature de Schumacher et celle que nous avons adoptée pour les deux ptérygoïdiens médial et latéral.

Digastricus.

Chez les Carnivores, contrairement aux conditions rencontrées chez la plupart des autres Mammifères, le digastrique ne montre pas de tendon intermédiaire, mais prend l'aspect d'un muscle fusiforme apparemment simple. Les expériences de Cardot et Laugier (1923) et de Doty et Bosma (1956) ont

Source : MNHN, Paris

Tableau II

<table>
<tr><th>Muscles ptérygoïdiens</th><th>Système de Schumacher</th><th colspan="3">Système proposé</th></tr>
<tr><td rowspan="6">Ptérygoïdien médial</td><td>Critères aponévrotiques</td><td>Armature aponévrotique mobile</td><td>Armature aponévrotique fixe</td><td colspan="2">Chefs charnus</td></tr>
<tr><td>Sehnenspiegel (1)</td><td>Lame recouvrante</td><td></td><td rowspan="5">Pars anterior</td><td>Pars posterior lamina prima I</td></tr>
<tr><td>Sehnenspiegel (2)</td><td></td><td>Aponévrose moyenne supérieure</td><td>Pars posterior lamina prima II</td></tr>
<tr><td>Sehnenspiegel (3)</td><td>Lame intermédiaire intramusculaire</td><td></td><td>Pars posterior lamina secunda I</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Sehnenspiegel (4)</td><td></td><td>Aponévrose profonde supérieure</td><td rowspan="2">Pars posterior lamina secunda II</td></tr>
<tr><td>Lamelle profonde</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="3">Ptérygoïdien latéral</td><td rowspan="3"></td><td colspan="2">Région inter-ptérygoïdienne</td><td colspan="2">Lamina prima</td></tr>
<tr><td></td><td>Aponévrose intramusculaire</td><td colspan="2" rowspan="2">Lamina secunda</td></tr>
<tr><td>Aponévrose inférieure</td><td></td></tr>
</table>

toutefois mis en relief la dualité fonctionnelle de ce muscle. L'analyse de la texture du digastrique permet d'interpréter ces observations physiologiques. Nous décrirons successivement les constituants tendineux et contractiles du muscle.

ARMATURE APONÉVROTIQUE (Fig. 21).

L'armature aponévrotique du digastrique comprend cinq constituants distincts, reliés entre eux par des fibres charnues : l'*aponévrose fixe*, d'insertion cranienne, l'*aponévrose mobile*, attachée au bord inférieur du corps mandibulaire, le *tendon hélicé intra-musculaire*, l'*aponévrose intermédiaire profonde* et l'*intersection tendineuse superficielle*.

L'*aponévrose fixe* prend son origine sur le sommet émoussé et les versants externe et interne de l'apophyse paroccipitale. Les fibres tendineuses se portent vers l'avant et légèrement vers le bas en donnant naissance à un demi-manchon résistant et souple qui engaine le corps musculaire et entre dans la constitution de son bord inférieur. Plus développée en surface qu'en profondeur, l'aponévrose fixe s'amincit à mesure qu'elle s'éloigne de son origine, puis s'interrompt suivant une ligne irrégulière découpée en dents de scie que prolongent des fibres charnues.

L'*aponévrose mobile*, plus robuste que la précédente, se fixe sur le bord inférieur du corps mandibulaire. En forme de gouttière à concavité supérieure, elle porte du côté externe sept à dix tendons effilés de section triangulaire (parfois polygonale) qui s'immiscent entre les fascicules charnus. Des lamelles fibreuses ténues unissent ces tendons deux à deux. Vers l'avant, l'aponévrose mobile émet une expansion constituée d'un tendon cylindrique qu'accompagnent, vers l'intérieur, trois ou quatre languettes aponévrotiques allongées plus ou moins soudées entre elles. Cette expansion atteint l'angle symphysaire. Le tendon cylindrique s'attache, sur toute sa longueur, au bord inférieur de la mandibule, tandis que les lamelles fibreuses se dissocient en aigrette dont les filaments pénètrent au sein même de la symphyse.

Le *tendon hélicé intra-musculaire* comprend deux pales inégales. La pale antérieure s'enfonce au sein des faisceaux charnus distaux; la postérieure, plus réduite, arme intérieurement les faisceaux proximaux. Ces deux pales se raccordent à l'union des tiers moyen et postérieur du digastrique, en dessinant une hélice asymétrique dont le pas s'observe sur le versant supéro-externe du muscle.

Source : MNHN, Paris

L'*aponévrose intermédiaire profonde*, tendon plat triangulaire à base antérieure et sommet postérieur, apparaît sur la face profonde du digastrique, à proximité du versant supérieur et à l'union des deux tiers moyen et postérieur. Sa pointe pénètre à l'intérieur de la masse charnue, sa partie antérieure entrant seule dans la constitution de la face interne du digastrique. Souvent réduite ou absente, elle peut également se dissocier pour donner naissance à un peigne fibreux.

L'*intersection tendineuse superficielle* circonscrit complètement le digastrique en décrivant une ellipse oblique en bas et en avant. Signalée pour la première fois par Chaine (1900), l'intersection a été homologuée par Rouvière (1904) au tendon intermédiaire du digastrique des Primates, Rongeurs et Insectivores. Cette interprétation, que nous réfutons, a été admise sans discussion jusqu'à présent. En réalité, et contrairement aux descriptions de Chaine et Rouvière, l'intersection tendineuse ne divise pas le digastrique en deux portions antérieure et postérieure. Ce n'est nullement une cloison, mais une bague qui entoure le muscle sans le pénétrer. D'autre part, elle se situe toujours sous le stylo-hyoïdien. Nous l'interprétons, non point comme l'homologue du tendon intermédiaire du digastrique, mais comme une tendinification due à la pression exercée par le stylo-hyoïdien, comparable à celles décrites par

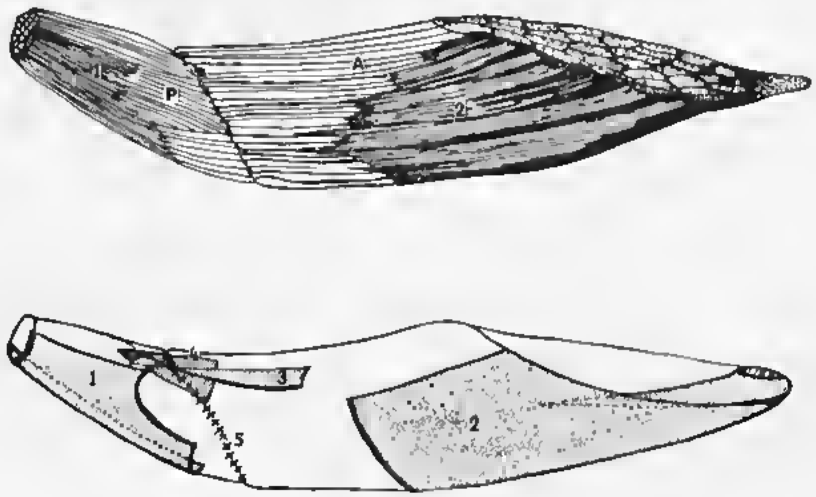


Fig. 21. — *Organisation architecturale du digastrique canin.*

En haut : vue externe du digastrique droit ; en bas : armature aponévrotique du digastrique.

A : ventre antérieur ; P : ventre postérieur ; 1, aponévrose fixe ; 2, aponévrose mobile ; 3, tendon hélicé intra-musculaire ; 4, aponévrose intermédiaire profonde ; 5, intersection tendineuse superficielle.

Romignot (1902) et Anthony (1923). A partir de l'observation fondamentale d'Anthony (1898), relative à la tendinification du faisceau sterno-trochinien du pectoral profond de *Cebus*, Romignot analysa, dans le détail, le rôle de la compression active dans la localisation des tendons ; il précisa ainsi l'action des facteurs mécaniques dans la tendification locale de certains faisceaux charnus : tendification du petit pectoral de l'Homme au niveau de sa réflexion sur l'apophyse coracoïde ; de la paroi musculaire abdominale, chez *Hyperoodon rostratus* Müll., sous la pression de la glande mammaire ; de la partie mésiale du transverse des côtes et de la partie antérieure du grand droit, provoquée par le sterno-trochinien, chez les Canidés et les Hyénidés ; du tiers moyen du digastrique, chez *Cheiromys madagascariensis* Et. Geoffr., par compression de la glande sous-maxillaire.

Tous ces faits s'accordent parfaitement avec l'interprétation que nous donnons de l'intersection tendineuse superficielle du digastrique du Chien. En conséquence, contrairement à l'opinion communément admise, l'intersection tendineuse superficielle ne peut être homologuée au tendon intermédiaire. Ce dernier est remplacé, chez les Carnivores, par le système formé du tendon hélicé et de l'aponévrose triangulaire profonde. Ces deux constituants relient en effet entre eux les faisceaux d'innervation trigéminale et faciale. Certes, ils n'interceptent pas l'ensemble des fibres charnues, notamment au centre du muscle où ces dernières s'interpénètrent intimement. Cependant, les fibres entre lesquelles ils s'intercalent sont constamment innervés par le trijumeau pour les antérieures, par le facial pour les postérieures. En outre, la situation des deux formations tendineuses ci-dessus, et leurs rapports que nous décrirons plus loin, témoignent dans le même sens.

Source : MNHN, Paris

La forme hélicoïde du tendon intermédiaire plaide aussi fortement en faveur de notre hypothèse. De tels tendons hélicés se rencontrent dans les muscles longs présentant deux portions capables de fonctionner tantôt indépendamment, tantôt conjointement. Or, comme nous l'avons déjà rappelé, les électrophysiologistes ont établi qu'au cours de la mastication, de la déglutition et du réflexe linguo-maxillaire, les contractions du digastrique peuvent se limiter soit aux fibres antérieures, soit aux postérieures, ou bien s'étendre à l'ensemble du muscle.

Les expériences réalisées après section des troncs nerveux ont, par ailleurs, montré que la contraction des fibres antérieures est liée à l'intégrité du nerf mylo-hyoïdien, celle des fibres postérieures à l'intégrité du facial. Nous pouvons ainsi admettre que le tendon hélicé et l'aponévrose intermédiaire profonde reliant ces deux groupes de faisceaux contractiles sont homologues des ventres antérieur et postérieur. Corrélativement, le tendon hélicé et l'aponévrose intermédiaire profonde peuvent être homologués au tendon intermédiaire. Ainsi, le digastrique des Carnivores, en dépit de sa configuration, ne doit pas être considéré comme un monogastrique (contrairement à l'interprétation de LECHE, 1874-1900), mais comme un *digastricus intersectus* ou *spurius* de BIJVOET (1908), par opposition au *digastricus conjonctus* ou *verus* possédant un tendon intermédiaire bien individualisé.

FAISCEAUX CHARNUS.

Nous reconnaissons au digastrique trois types de fibres charnues d'après leur situation et leurs rapports :

1° Les fibres charnues reliant le bord inférieur du corps mandibulaire et l'aponévrose mobile à la pale antérieure du tendon hélicé et à la face interne de l'aponévrose intermédiaire profonde. Nous les considérons, en vertu de leurs rapports, et aussi de leur innervation exclusivement trigéminale, comme faisant partie du ventre antérieur du digastrique.

2° Les fibres charnues tendues entre l'apophyse paroccipitale et l'aponévrose fixe d'une part, la pale postérieure du tendon hélicé et la pointe de l'aponévrose intermédiaire profonde, d'autre part. Nous admettons que ce contingent de fibres musculaires appartient au ventre postérieur du digastrique.

3° Les fibres groupées en un faisceau indivis reliant directement les aires d'insertions crânienne et mandibulaire ou les aponévroses de constitution fixe et mobile. Elles appartiennent à la fois aux deux ventres du digastrique. L'intersection tendineuse, contrairement à l'interprétation communément admise depuis CHAINE et ROUVIÈRE, ne représente aucunement la frontière entre ces derniers puisque certains filets du trijumeau et du facial la dépassent de part et d'autre. Tout se passe comme si les fibres charnues innervées par le trijumeau et le facial s'interpénétraient, à ce niveau, au sein du digastrique, étant simplement reliées entre elles par les cloisons conjonctives de l'*endomysium*. L'organisation architecturale du digastrique du Chien pose ainsi les mêmes problèmes que celle des muscles d'innervation spinale présentant, suivant l'expression de MORIN (1962) « un résidu de structure sériée ». En effet, comme l'a montré VAN RYNKBERK, trois types d'innervation radiculaire motrice sont à considérer : le *type monoradiculaire*, qui persiste pour les intercostaux mais s'observe également dans les digastriques à deux ventres (Insectivores, Chiroptères, Dermoptères, Primates, Rongeurs, Ruminants...), où le muscle dérivé d'un myotome est innervé par une seule racine; le *type pluriradiculaire compartimenté*, où le muscle résulte de la soudure, sans fusion, de plusieurs myotomes innervés, chacun, par une racine et dont le droit abdominal fournit le meilleur exemple auquel on peut rapprocher le digastrique à ventres soudés des Hyraciens ; enfin, le *type pluriradiculaire fusionné* dans lequel toute segmentation disparaît par fusion des myotomes (les muscles des membres se rangent, pour la plupart, dans cette catégorie).

Jusqu'à présent, les anatomistes ont été enclins à admettre que ces trois types découlent les uns des autres, le type pluriradiculaire compartimenté figurant, en quelque sorte, la disposition intermédiaire entre les types monoradiculaire (présumé primitif) et pluriradiculaire fusionné (tenu pour le plus évolué). Cela n'est pas absolument certain puisque l'analyse de la texture du digastrique canin montre que le type pluriradiculaire fusionné, presque réalisé chez les Carnivores, paraît dériver directement du type monoradiculaire. Nous pensons que, dans le cas particulier du digastrique des Mammifères (et également de l'omo-hyoïdien) trois possibilités sont à retenir : le passage du type monoradiculaire au type pluriradiculaire compartimenté (ex. : Hyraciens), celui du type monoradiculaire au type radiculaire fusionné par l'intermédiaire du type compartimenté (ex. : Proboscidiens), enfin le passage direct du type monoradiculaire au type pluriradiculaire fusionné, qui nous semble le plus probable chez les Carnivores.

Source : MNHN, Paris

Du point de vue physiologique, ces remaniements du matériel contractile enlèvent toute signification fonctionnelle aux structures sériées vestigiales, simples témoignages d'une métamérie originelle ; le muscle nouveau qui en résulte possède des propriétés toutes différentes de celles que pouvaient avoir, dans le métamère primitif, les constituants dont il est issu.

Au terme de l'analyse de la constitution architecturale des muscles masticateurs et sus-hyoïdiens du Chien, nous récapitulons les observations précédentes à l'aide de deux schémas résumant les rapports des divers faisceaux dont chacun représente, du point de vue physiologique, une unité fonctionnelle.

Nous distinguons dix-neuf effecteurs élémentaires, droits et gauches, au lieu des sept habituellement retenus (quatre muscles masticateurs vrais et trois muscles sus-hyoïdiens) en Anatomie descriptive[1].

Les chefs élémentaires que nous examinerons en Anatomie comparative d'une part, en Bio-mécanique et en Anatomie fonctionnelle d'autre part, sont les suivants :

1. masséter superficiel — première lame (= *masseter superficialis, lamina prima*) ;
2. masséter superficiel — seconde lame (= *masseter superficialis, lamina secunda*) ;
3. masséter moyen (= *masseter intermedius*) ;
4. masséter profond — portion antérieure (= *masseter profundus, pars anterior*) ;
5. masséter profond — portion postérieure (= *masseter profundus, pars posterior*) ;

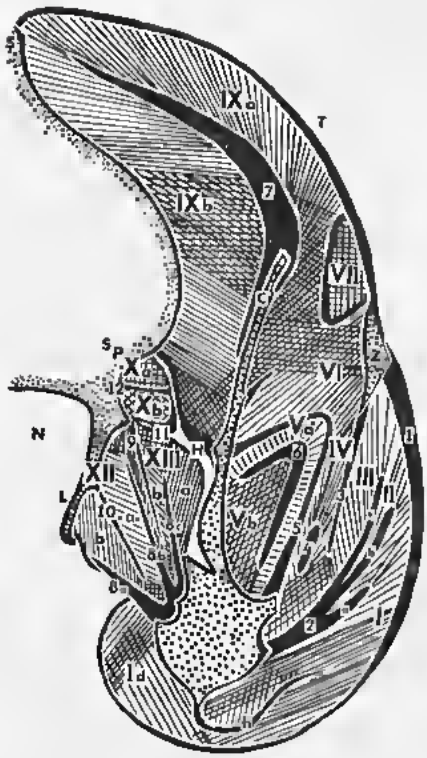


FIG. 22. — *Rapports des muscles masticateurs. Diagramme d'une coupe transversale (côté droit) passant par le sommet coronoïdien.*

I, *masseter superficialis, lamina prima* ; I *a*, faisceaux antérieurs ; I *b*, faisceaux pré-angulaires ; I *c*, faisceaux angulaires ; I *d*, *pars reflexa* ; II, *masseter superficialis, lamina secunda* ; III, *masseter intermedius* ; IV, *masseter profundus, pars anterior* V, *masseter profundus, pars posterior* ; V *a*, couche externe ; V *b*, couche profonde ; VI, *maxillo-mandibularis* ; VII, *zygomatico-mandibularis* ; VIII, *temporalis, pars orbitalis* ; IX, *temporalis, pars temporalis* ; IX *a*, couche superficielle ; IX *b*, couche profonde ; X, *pterygoïdsus lateralis* ; X *a*, faisceau supérieur ; X *b*, faisceau inférieur ; XI, *ptsrygoideus medialis, pars anterior* ; XII, *pterygoideus medialis, pars posterior, lamina prima* ; XII *a*, couche externe ; XII *b*, couche interne ; XIII, *pterygoideus medialis, pars posterior, lamina secunda* ; XIII *a*, couche externe ; XIII *b*, couche interne ; 1, aponévrose superficielle du masséter ; 2, aponévrose moyenne inférieure ; 2*a*, lame postéro-interne ; 2 *b*, lame intermédiaire ; 2 *c*, lame antéro-interne ; 3, aponévrose moyenne supérieure ; 4, aponévrose du *massster prafundus, pars anterior* ; 5, aponévrose profonde inférieure ; 6, aponévrose profonde supérieure ; 7, tendon du temporal ; 8, armature aponévrotique mobile du ptérygoïdien médial ; 8 *a*, lame recouvrante ; 8 *b*, feuillet antérieur réfléchi ; 8 *c*, lame intermédiaire intra-musculaire ; 8 *d*, lame profonde ; 9, aponévrose supéro-externe du ptérygoidien médial ; 10, aponévrose supéro-interne du ptérygoïdien médial ; 11, aponévrose mobile du ptérygoidien latéral ; 12, aponévrose fixe du ptérygoidien latéral ; C, apophyse coronoïde ; *c*, capsule articulaire ; H, région interptérygoïdienne d'Ilavelacque ; H, aponévrose hélicoïde ; K, condyle mandibulaire ; L, lame ptérygoïdienne ; *l*, *ligamentum meato-angulare* ; M, tubérosité du maxillaire ; *m*, ménisque ; N, canal naso-pharyngien ; *o*, fosse orbitaire ; P, apophyse post-glénoïde ; *p*, apophyse pré-glénoïde ; Pa, palatin ; R, raphé (*ligamentum meato-angulare*) ; S, crête sagittale ; *s*, échancrure sigmoïde ; Sp, sphénoïde ; T, aponévrose temporale ; Z, arcade zygomatique.

6. maxillo-mandibulaire (= *maxillo-mandibularis*) ;
7. zygomatico-mandibulaire (= *zygomatico-mandibularis*) ;
8. portion antérieure du temporal (= *temporalis, pars orbitalis*) ;
9. chef superficiel du temporal (= *temporalis, pars temporalis, lamina superficialis*) ;
10. chef profond du temporal (= *temporalis, pars temporalis, lamina profunda*) ;
11. faisceau antérieur du ptérygoidien médial (= *pterygoideus medialis, pars anterior*) ;

1. Le stylo-hyoïdien n'entre pas en ligne de compte puisqu'il n'a pas d'insertion mandibulaire. Seuls, le digastrique, le mylo-hyoïdien et le génio-hyoïdien, s'inscrivent dans le cadre de notre travail. Il faut également écarter l'auriculo-mandibulaire qui agit simplement sur l'oreille externe.

Source : MNHN, Paris

12. faisceau postéro-inférieur du ptérygoïdien médial (= *pterygoideus medialis, pars posterior, lamina prima*);
13. faisceau postéro-supérieur du ptérygoïdien médial (= *pterygoideus medialis, pars posterior, lamina secunda*);
14. faisceau supérieur du ptérygoïdien latéral (= *pterygoideus lateralis, lamina prima*);
15. faisceau inférieur du ptérygoïdien latéral (= *pterygoideus lateralis, lamina secunda*);
16. ventre antérieur du digastrique (= *digastricus, pars anterior*);
17. ventre postérieur du digastrique (= *digastricus, pars posterior*);
18. mylo-hyoïdien (= *mylo-hyoideus*);
19. génio-hyoïdien (= *genio-hyoideus*).

Les muscles masticateurs et le digastrique n'étant pas considérés comme des unités, mais comme des complexes, et les effecteurs symétriques (antimères) pouvant agir diversement, nous reconnaîtrons à chacun d'eux à la fois une autonomie anatomique et physiologique. Il faudra donc voir dans chaque faisceau l'équivalent d'un muscle, et dans chaque muscle penniforme, ou digastrique, l'équivalent d'un groupe musculaire. Chaque faisceau sera, dans ces conditions, identifié à un vecteur, chaque muscle penniforme ou digastrique à un sous-ensemble vectoriel; la musculature masticatrice représentant, seule, l'ensemble vectoriel dans son intégralité (Fig. 22 et 23).

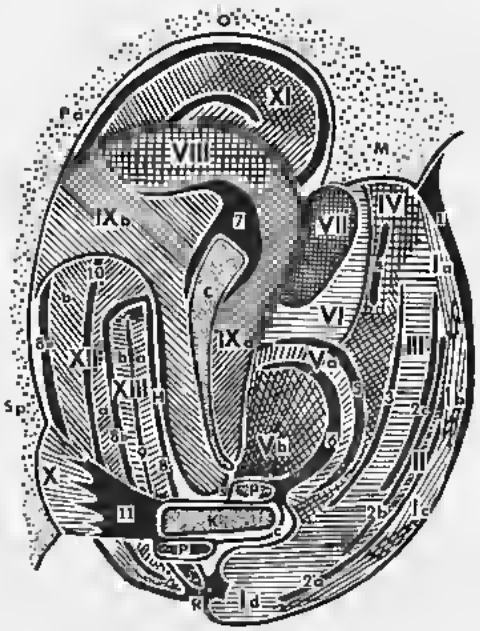


FIG. 23. — *Rapports des muscles masticateurs. Diagramme d'une coupe horizontale (côté droit) passant par le condyle mandibulaire* (mêmes légendes que pour la figure 22).

2° INNERVATION DES MUSCLES MASTICATEURS.

Avant de présenter les variations de la musculature masticatrice chez les Carnivores, nous décrirons brièvement les branches motrices du nerf trijumeau. En effet, l'architecture du masséter, des ptérygoïdiens, du temporal et, dans une moindre mesure, des muscles masticateurs accessoires, varie suivant les groupes considérés. Certaines couches charnues se laminent et se clivent, tendant soit à se diviser en sous-couches, soit à fusionner avec des faisceaux adjacents. Par un processus inverse, mais conduisant à un résultat semblable, les aponévroses de constitution peuvent également se scinder en feuillets ou en rubans indépendants qui découpent le chef musculaire auquel ils appartiennent en autant de compartiments apparamment distincts. Il arrive même qu'un tendon subdivisé en lames fibreuses se déploie en éventail et reçoive, dans les dièdres qu'il délimite, les feuillets de dédoublement d'une aponévrose de constitution antagoniste. Les deux armatures, fixe et mobile, s'interpénètrent alors par interdigitation; les contingents contractiles primitivement autonomes auxquels elles donnent insertion s'imbriquent très intimement (GASPARD, 1966 et 1967). La réflexion des lames aponévrotiques conduit également à un découpage secondaire des faisceaux musculaires en unités d'ordre inférieur (GASPARD, 1965). Enfin, suivant les types considérés, certains faisceaux subissent un accroissement sensible tandis que d'autres s'amenuisent. Lorsque la régression est très marquée (par exemple, chez les Pinnipèdes), en même temps que les masses musculaires diminuent de volume, leur texture se simplifie, les couches charnues tendant à fusionner et leurs limites s'estompant.

L'analyse de l'innervation motrice des muscles masticateurs permet d'interpréter la texture des faisceaux remaniés. A cet égard, la troisième branche du trijumeau (branche mandibulaire sensitivo-motrice) prend une importance toute particulière. Ses ramcaux principaux constituent d'excellents guides pour la délimitation des corps musculaires; ses filets moteurs permettent d'identifier les faisceaux et les couches charnues; quant aux ramuscules intra-musculaires, ils aident à la reconnaissance des unités contractiles plus discrètes, imbriquées ou fusionnées, et à la détermination des fascicules subissant une régression fibreuse.

Source : MNHN, Paris

***

Les racines du trijumeau émergent de la protubérance annulaire (origine apparente). La racine sensitive, aplatie et large, s'étale en un plexus triangulaire qui se confond directement en avant avec le ganglion de Gasser. Du bord antérieur de ce dernier, se détachent les trois branches sensitives du trijumeau : le nerf ophtalmique, le nerf maxillaire supérieur et le nerf maxillaire inférieur, empruntant respectivement la fente sphénoïdale, le trou grand rond et le trou ovale, pour sortir du crâne. La racine motrice, qui n'a avec le ganglion de Gasser que des rapports de contiguïté, s'unit au maxillaire inférieur donnant naissance à un nerf mixte : la branche mandibulaire du trijumeau [1]. Ces diverses formations reposent dans la fossette gassérienne sur la pointe du rocher (face cérébrale) et le basi-sphénoïde, occupant le *cavum* de Meckel constitué par un dédoublement de la dure-mère.

Les divisions du trijumeau demeurent dans leurs grandes lignes assez constantes chez les Mammifères (Arnoux, 1965) et se révèlent très stables parmi les Carnivores.

La branche mandibulaire sort du crâne par le trou ovale. Selon Arnoux : « Chez les Carnivores, le trou petit rond est confondu avec le trou ovale. On ne trouve donc pas chez eux de rameau récurrent. » Nous avons néanmoins retrouvé un tel rameau chez les Carnivores que nous avons disséqués. Ce filet remonte vers le trou ovale qu'il traverse et se termine dans la dure-mère par un bouquet de sept ou huit ramuscules extrêmement fins. Le trou ovale des Carnivores représente donc, à la fois, les trous ovale et petit rond des Primates. Déduire l'absence d'un rameau nerveux de celle d'un orifice est toujours très conjectural.

Au sortir du trou ovale, la troisième branche du trijumeau pénètre dans la région inter-ptérygoïdienne (voir chapitre d'Artbrologie) où elle entre en rapport avec le ganglion otique, les plexus veineux ptérygoïdiens, l'artère maxillaire interne, puis se divise en ses branches terminales. Contrairement à ce que l'on observe chez la plupart des Mammifères, ces dernières ne se groupent généralement pas en troncs antérieur et postérieur chez les Carnivores. Le nerf mandibulaire se divise rapidement en huit rameaux : nerf temporo-bucco-ptérygoïdien ; nerf temporal profond moyen ; nerf temporo-massétérin ; tronc commun des nerfs du péristaphylin externe, du muscle du marteau et du ptérygoïdien médial ; nerf auriculo-temporal ; nerf lingual ; tronc commun des nerfs du mylo-hyoïdien et du ventre antérieur du digastrique ; nerf dentaire inférieur. Nous décrirons dans le détail les nerfs moteurs et mixtes (sensitivo-moteurs).

Nerf temporo-bucco-ptérygoïdien.

Le nerf temporo-bucco-ptérygoïdien représente l'une des principales branches du nerf mandibulaire, issu de ce dernier précocément, en général au niveau même du trou ovale. Il donne à son tour rapidement naissance au nerf moteur du ptérygoïdien latéral (*n. pterygoideus lateralis*), filet court et grêle qui se divise en deux ramuscules postérieur et antérieur dont les fines arborisations se noient dans les deux faisceaux soudés du ptérygoïdien latéral. Parfois, le nerf ptérygoïdien latéral, parfaitement indépendant, naît directement de la branche mandibulaire. Plus rarement, les deux ramuscules ténus sont distincts dès leur origine, le postérieur émanant du nerf buccal au niveau du trou ovale, l'antérieur du milieu de l'anse décrite par ce dernier nerf en dedans de la branche montante. Quoi qu'il en soit, les deux faits intéressants à souligner sont la *présence constante* d'un nerf ptérygoïdien latéral, en accord avec l'existence d'un muscle homonyme, et sa *division en deux filets moteurs*, traduisant la dualité de ce muscle d'architecture apparemment simple.

Après s'être séparé de la branche mandibulaire, le nerf temporo-bucco-ptérygoïdien se porte vers l'avant en longeant le muscle ptérygoïdien latéral. Il se divise, au-dessus de ce dernier, en nerf temporal profond antérieur et nerf buccal. Assez souvent d'ailleurs, notamment lorsque le nerf ptérygoïdien latéral naît directement de la branche mandibulaire, le nerf buccal et le nerf massétérin, ainsi que leurs rameaux temporaux profonds, s'unissent en un tronc commun court et épais. De toute manière, le nerf temporal profond antérieur, dès qu'il s'est individualisé, chemine obliquement vers l'avant et le haut et se résout en une touffe abondante de filaments flexueux enchevêtrés au sein de la *pars orbitalis* du temporal. L'importance du nerf temporal profond antérieur va de pair avec celle, variable suivant les groupes, des faisceaux rétro-orbitaires du muscle temporal.

1. Comme chez les Primates, la racine motrice se divise fréquemment en deux rameaux qui ceinturent le nerf maxillaire inférieur à proximité du trou ovale, puis constituent un feutrage (homologue du plexus de Ghirardi) qui pénètre dans le rameau sensitif.

Source : MNHN, Paris

Le nerf buccal se porte vers l'avant en suivant la face supéro-externe du ptérygoïdien médial. Il quitte la fosse ptérygo-palatine en se dirigeant extérieurement contre la face profonde de la *pars temporalis* et se ramifie, en avant du masséter, en fournissant des rameaux sensitifs à la muqueuse et à la peau de la joue, après avoir traversé le triangle musculo-fibreux formé par le temporal, le buccinateur et l'aponévrose interptérygoïdienne. Nous partageons le point de vue d'ARNOUX pour qui le nerf buccal donne deux longues ramifications terminales, en précisant que ces dernières innervent respectivement la peau de la joue, de la commissure labiale et de la partie externe des lèvres d'une part, la muqueuse buccale d'autre part. Par contre, nous rejetons catégoriquement son interprétation suivant laquelle il innerverait le muscle buccinateur. Dans l'ensemble des Carnivores, le nerf buccal nous est toujours apparu *exclusivement sensitif*, l'innervation motrice du buccinateur étant normalement assurée par une collatérale extra-pétreuse du facial. L'erreur d'interprétation d'ARNOUX est certaine et s'explique sans doute du fait que, chez les Carnivores, des filets anastomotiques s'établissent entre les ramuscules sensitifs buccaux trigéminaux et les filets moteurs buccaux du facial. Il ne s'agit cependant que de fausses anastomoses, dues à un simple accolement des terminaisons nerveuses, sans échange de fibres.

Nerf temporal profond moyen.

Le nerf temporal profond moyen représente : soit une branche collatérale du nerf mandibulaire, soit un rameau ascendant issu du nerf buccal. Il se distribue principalement à la moitié antérieure de la couche interne de la *pars temporalis*. Il se divise, au sein de la masse charnue, en deux — ou plus rarement trois — branches terminales anastomosées entre elles. Quelques filets pénètrent dans la *pars orbitalis*, d'autres, plus nombreux, dans la moitié postérieure de la couche interne de la *pars temporalis*.

Nerf temporo-massétérin.

Le nerf temporo-massétérin figure la branche latérale du nerf mandibulaire. Après avoir contourné le bord supérieur du ptérygoïdien latéral, il se divise aussitôt en ses deux rameaux terminaux : les nerfs temporal profond postérieur et massétérin.

Le nerf temporal profond postérieur s'enfonce entre la face interne de la *pars temporalis* et l'os, séparé de celui-ci par une lamelle fibreuse. Il se termine dans la moitié postérieure de la masse charnue par plusieurs filets dont les antérieurs s'anastomosent avec ceux du nerf temporal profond moyen. Il donne une ou deux branches collatérales qui se distribuent à la couche superficielle de la *pars temporalis*.

Le nerf massétérin se dirige vers l'extérieur, descend en avant du ptérygoïdien latéral et traverse l'échancrure sigmoïde entre le muscle temporal et le condyle de la mandibule. Il donne quelques ramuscules à l'articulation temporo-mandibulaire et un filet pour le zygomatico-mandibulaire. Dès qu'il a franchi l'échancrure sigmoïde, le nerf massétérin se divise en ses branches terminales qui s'épanouissent au sein du masséter et du maxillo-mandibulaire. L'analyse de sa distribution, fort complexe, au sein des faisceaux massétérins aide à la détermination des homologies. Les rameaux terminaux se dirigent obliquement vers le bas et l'avant, entre le maxillo-mandulaire et la *pars posterior* du *masseter profundus*. Deux d'entre eux cheminent antérieurement et pénètrent à l'intérieur du maxillo-mandibulaire. Un troisième se recourbe vers le haut et s'épanouit dans la moitié supérieure du *masseter intermedius*. Ce faisceau fournit également, dans sa moitié inférieure, trois ou quatre rameaux nerveux descendants très grêles.

Le nerf massétérin donne aussi naissance à deux branches antérieure et supérieure, en forme de boucles. La boucle antérieure fournit, au cours de son trajet, des ramuscules aux faisceaux antérieurs et pré-angulaires du *masseter superficialis lamina prima*, puis se termine dans la moitié antérieure de la *pars reflexa*. Elle donne fréquemment naissance, avant de se réfléchir antérieurement, à un long rameau qui perfore l'aponévrose moyenne inférieure et s'épanouit dans le *masseter superficialis lamina secunda*, les faisceaux angulaires et sus-angulaires du *masseter superficialis lamina prima* et la moitié postérieure de la *pars reflexa*.

La boucle postérieure pénètre dans le *masseter intermedius* et, en empruntant une boutonnière de l'aponévrose profonde inférieure, aborde la *pars reflexa* par sa face profonde.

Enfin, très fréquemment, le tronc temporo-massétérin donne naissance à un long rameau sigmoïde qui chemine tout d'abord vers l'avant et le bas, puis passe sous l'arcade zygomatique en changeant de direction et en se portant obliquement vers le bas et l'arrière. Il traverse successivement le maxillo-

Source : MNHN, Paris

mandibulaire, le *masseter profundus pars anterior* et le *masseter intermedius*. Il change pour la seconde fois de direction, contourne les faisceaux angulaires du *masseter superficialis lamina prima* et se termine dans la moitié postérieure de la *pars reflexa*.

Tronc commun des nerfs du péristaphylin externe, du muscle du marteau et du ptérygoïdien médial.

Le tronc commun des nerfs du péristaphylin externe, du muscle du marteau et du ptérygoïdien médial se détache de la face inféro-interne de la branche mandibulaire. Après un trajet assez court, de deux à trois millimètres chez la plupart des Carnivores, il émet successivement deux petits filets : le nerf du muscle du marteau (*n. tensoris tympani*) et le nerf du péristaphylin externe (*n. tensoris veli palatini*) qui, après s'être fortement coudés, se dirigent vers l'arrière. La branche terminale, de moyen calibre, représente le nerf du ptérygoïdien médial qui prolonge, vers l'avant, la direction du tronc nerveux d'origine. Nous avons vérifié chez un grand nombre de sujets disséqués le bien-fondé de l'observation de Muller, Christensen et Evans (1964) selon lesquels le nerf du ptérygoïdien latéral peut se détacher de la face inféro-externe du nerf du ptérygoïdien médial. Par contre, nous réfutons l'interprétation d'Arnoux (1965) selon laquelle « il ne semble pas que ces nerfs forment en réalité un tronc commun, car ils sont distincts dès leur origine ». Dans tous les groupes de Carnivores, nous avons constamment relevé l'existence d'un tronc d'origine.

Le nerf du muscle du marteau se glisse sous le nerf mandibulaire, se porte postérieurement, chemine entre l'os et la paroi tégumentaire du conduit auditif osseux, pénètre enfin le muscle du marteau. Il suit un trajet parallèle à celui du nerf petit pétreux.

Le nerf du muscle péristaphylin externe, court et grêle, aborde le *tensor veli palatini* par sa face supérieure et s'épuise dans la masse charnue.

Le nerf du ptérygoïdien médial contourne le versant postérieur du muscle ptérygoïdien latéral et innerve le muscle ptérygoïdien médial par son versant postérieur. Il se divise en deux rameaux : superficiel, court, pour le faisceau postéro-externe, et profond, pour les faisceaux postéro-interne et rétro-orbitaire. Il est intéressant de remarquer que ces deux chefs, dont l'analyse architecturale nous a montré l'étroite dépendance, sont innervés par un rameau moteur commun. En outre, les arborisations terminales du faisceau rétro-orbitaire semblent d'autant plus fournies que ce chef est lui-même développé. Chez les Félidés et les Hyénidés, où les couches musculaires profondes se réduisent presque complètement aux faisceaux postéro-internes, les filets nerveux antérieurs sont grêles et peu nombreux.

Nerf auriculo-temporal.

Le nerf auriculo-temporal naît du bord inféro-externe du nerf mandibulaire. Il se glisse sous l'apophyse post-glénoïde puis se divise en filets pour le conduit auditif externe fibreux, la parotide, la peau de la région temporale et l'articulation temporo-mandibulaire. Il s'anastomose, par deux de ses rameaux, avec la branche auriculaire du facial. Exclusivement sensitif, il présente pour nous un intérêt secondaire.

Nerf lingual et nerf dentaire inférieur.

Ces deux branches du maxillaire inférieur, uniquement sensitives, sortent du cadre de notre analyse. Nous remarquerons toutefois que la corde du tympan et le lingual s'unissent très antérieurement, à proximité du versant réfléchi de l'armature aponévrotique mobile du ptérygoïdien médial, ce qui favorise les opérations de Physiologie (neurotomies, anesthésies tronculaires, enregistrements d'électrophysiologie).

Tronc commun des nerfs du mylo-hyoïdien et du ventre antérieur du digastrique.

Contrairement à ce que l'on observe chez les Primates et l'Homme, le nerf du mylo-hyoïdien ne se détache pas du nerf dentaire inférieur, mais naît directement du nerf mandibulaire, entre les nerfs auriculo-temporal d'une part, dentaire inférieur et lingual d'autre part. Il chemine contre le bord inférieur du ptérygoïdien médial, atteint le bord inférieur de la mandibule et donne une branche collatérale pour les fascicules antérieurs du digastrique. La branche terminale, ou nerf mylo-hyoïdien *stricto sensu*, suit le sillon mylo-hyoïdien de la face interne du corps mandibulaire, à peine indiqué, en compagnie de l'artère mylo-hyoïdienne, et pénètre le muscle par sa face inférieure. Nous confirmons l'observation d'Arnoux : « ... en même temps que les deux rameaux pour le digasrique et le mylo-hyoïdien, se détachent deux rameaux plus fins qui longent la face latérale du crâne, en dessous du masséter : l'un de ces rameaux s'anastomose avec la branche buccale inférieure du facial, l'autre se perd dans la peau

Source : MNHN, Paris

de la joue ». Nous insistons sur le fait que *seuls* les fascicules antérieurs du digastrique dépendent du trijumeau. Dans l'ensemble des Carnivores, les fascicules postérieurs sont toujours innervés par un rameau du facial, filet grêle né du bord inférieur du tronc facial extra-pétreux, immédiatement après son émergence du trou stylo-mastoïdien. L'étude de l'innervation confirme ainsi l'interprétation que nous avons donnée précédemment du digastrique à partir de l'examen de son architecture.

III — ÉTUDE COMPARATIVE DES MUSCLES MASTICATEURS CHEZ LES CARNIVORES.

Après l'analyse de la constitution architecturale des muscles masticateurs du Chien, nous prendrons en considération les principaux représentants des Ordres des Fissipèdes et Pinnipèdes afin de vérifier dans quelle mesure le plan d'organisation canin se retrouve chez les autres Carnivores et comment ces derniers diffèrent entre eux. Nous verrons ainsi se dessiner trois gabarits principaux chez les Fissipèdes suivant que nous nous adresserons à des omnivores qui affirment la fonction broyeuse, à des carnassiers qui accusent la fonction sectoriale ou bien enfin, indépendamment de la composition du régime alimentaire et de la position systématique, à des espèces de petite taille. Les Pinnipèdes montrent, par rapport aux dispositions canines, divers degrés de régression et méritent pour cette raison une étude spéciale.

Cependant, ces comparaisons ne nous permettront pas de définir les diverses modalités de la mastication chez les Carnivores. Il serait téméraire de se fonder uniquement sur elles pour caractériser les adaptations fonctionnelles ou les régressions. Elles nous permettront simplement de discerner, en dépit de leur diversité, les facteurs à partir desquels doivent être définies les spécialisations et tendances dominantes de l'Ordre. Elles ne prendront véritablement tout leur sens qu'à la suite de l'analyse des mouvements mandibulaires, d'une part, de la détermination des conditions d'équilibre de la mandibule, d'autre part.

1° CANIDAE.

Le plan d'organisation de la musculature masticatrice subit de faibles modifications à l'intérieur de la famille des Canidés. Les variations affectent uniquement le volume des muscles (notamment du temporal), l'orientation des faisceaux par rapport aux plans sagittal médian et occlusal, enfin la longueur relative des fibres charnues et de leurs prolongements tendineux. Ces remaniements texturaux sont en rapport avec la morphologie mandibulaire, l'articulé dentaire et la composition du régime alimentaire. Toutes les autres variations, fluctuantes, individuelles, et de portée restreinte, sont en relation avec la race, l'âge, la sélection ou la domestication. (GASPARD, 1964).

2° URSIDAE.

Nous avons disséqué des Ours appartenant aux quatre espèces suivantes : *Ursus arctos*, *Ursus americanus*, *Selenarctos thibetanus* et *Thalassarctos maritimus*. Les trois premières espèces ne diffèrent entre elles que par le volume des masses musculaires, tandis qu'elles s'écartent de la dernière par plusieurs détails de texture.

A — Ursus arctos, Ursus americanus et Selenarctos thibetanus.

Nous grouperons dans une même description les trois espèces d'Ours bruns et noirs que nous comparerons aux Canidés. L'Ours blanc sera traité à part.

MASSÉTER.

Le masséter, bien développé mais plat, est beaucoup moins globuleux que chez les Canidés. De contour rectangulaire, ses proportions varient peu entre les trois espèces [1]. Chez *Selenarctos thibetanus*,

1. Les sujets adultes disséqués offraient une taille corporelle comparable.

Source : MNHN, Paris

où le muscle semble le plus trapu, la longueur atteint 100 mm pour une hauteur de 90 mm, tandis que chez *Ursus americanus*, où il est le plus oblong, la longueur est de 120 mm pour une même hauteur de 90 mm.

Masseter superficialis, lamina prima (Fig. 24).

Le *masseter superficialis, lamina prima* se caractérise par son bord antérieur orienté perpendiculairement au plan occlusal. Les faisceaux charnus antérieurs, verticaux, ne se réfléchissent pas sous la branche montante mais s'étalent largement sur la branche horizontale de la mandibule. L'insertion fixe se limite au malaire et n'empiète que fort peu sur le maxillaire. Le bord postérieur, à l'inverse de l'antérieur, se dirige obliquement, laissant ainsi à découvert les couches musculaires profondes. La fente inter-massétérine, décrite par ZLABEK chez les Primates et les Insectivores, ne leur est donc pas propre et se retrouve ici.

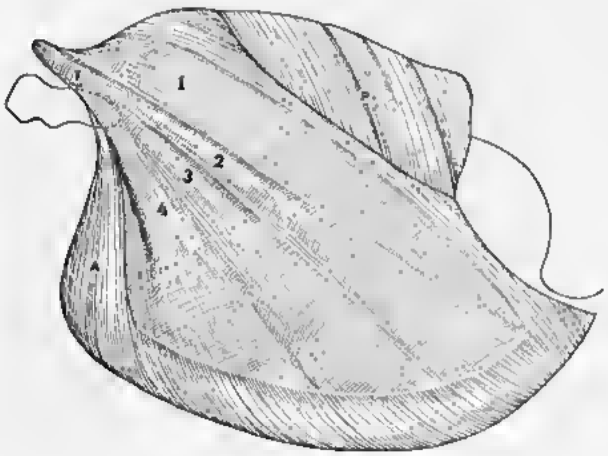


FIG. 24. — *Vue superficielle du masséter d'Ursus americanus* (côté gauche).

A, faisceaux charnus antérieurs ; P, faisceaux intermédiaires et profonds non intégralement recouverts par le chef superficiel; T, tendon de Zlabek; 1, lamelle supérieure de l'aponévrose massétérine superficielle; 2, 3 et 4, lamelles provenant de la division du tendon antérieur T.

Tous ces caractères distinguent les Ursidés des Canidés (et les opposent encore plus nettement aux Félidés et Viverridés). On les retrouve chez certains Mustélidés, le Glouton notamment, et les Ailurinés (petit Panda et Panda géant).

On distingue à l'aponévrose massétérine superficielle un tendon antérieur et une nappe aponévrotique.

Le tendon antérieur, solidement attaché au malaire, juste à l'aplomb de la cuspide mésiale de la dernière monophysaire supérieure, se dirige très obliquement vers l'arrière et le bas. A mesure qu'il s'éloigne de son origine, il se divise en quatre lamelles.

La nappe aponévrotique proprement dite résulte de la fusion des lamelles précédentes. La lamelle supérieure se porte vers l'arrière et le bas en dessinant un fuseau, puis passe irrégulièrement à des fibres charnues. Les trois autres lamelles provenant de la division du tendon antérieur se dissocient progressivement en entrecroisant leurs fibres de manière à former une membrane résistante qui recouvre presque intégralement le masséter superficiel.

Extrêmement épaisse, la couche charnue externe se réfléchit sous la branche montante et échange de très nombreuses fibres avec le ptérygoïdien médial. Ainsi se constitue une sangle ptérygo-massétérine puissante qui coulisse dans une dépression toujours très prononcée du bord inférieur de la mandibule. Le corps musculaire se trouve limité intérieurement par les deux feuillets intermédiaire et profond de l'aponévrose moyenne inférieure auxquels il adhère intimement.

Selenarctos présente à cet égard une singularité : un grand nombre de fibres massétérines antéro-superficielles s'implantent sur le ventre antérieur du digastrique qui sous-tend la mandibule ; nous n'avons retrouvé une telle disposition chez aucun autre Mammifère.

Masseter superficialis, lamina secunda.

Le *masseter superficialis, lamina secunda* se réduit à un plan musculo-tendineux, mince, doublant intérieurement le *masseter superficialis, lamina prima*. Il relie directement la crête diagonale au bord inférieur de l'arcade zygomatique et à la face interne de l'aponévrose moyenne supérieure.

L'aponévrose moyenne inférieure est constituée de fibres rectilignes dirigées obliquement en haut et en avant ; d'autant plus verticales que postérieures (angle moyen de 80° par rapport à l'horizontale), elles passent progressivement à des fibres charnues. L'obliquité du bord postérieur de la première lame du masséter superficiel laisse apparaître les couches profondes en avant de l'articulation temporo-mandibulaire, fait exceptionnel chez les Fissipèdes.

Source : MNHN, Paris

Masseter intermedius.

Une profonde fissure découpe l'aponévrose moyenne supérieure en une lamelle postérieure rectangulaire et une lamelle antérieure trapézoïdale subdivisée en une suite de flammes triangulaires. L'aponévrose naît sur le bord inférieur de l'arcade zygomatique (dans la moitié postérieure), à la fois sur le malaire et sur le temporal. Les fibres descendent presque verticalement, formant un angle de 85° à 90° avec le plan horizontal. Elles se prolongent par des faisceaux charnus qui seuls atteignent la mandibule en composant une couche d'épaisseur réduite mais régulière.

Masseter profundus.

La *pars anterior* ne se différencie pratiquement pas. Cependant, chez *Selenarctos*, un peigne tendineux, situé à l'angle antéro-inférieur de la fosse massétérine, peut être homologué à la *pars anterior* des Canidés.

La *pars posterior* s'aplanit et s'étale en recouvrant les deux-tiers de la face externe de la branche montante ; elle prend ainsi la forme d'un trapézoïde à petite base zygomatique et grande base mandibulaire. Les fibres tendent à devenir parallèles au plan d'occlusion. L'attache zygomatique s'accroît et s'étend beaucoup plus loin vers l'avant que chez les Canidés. La structure de la *pars posterior* se complique par suite de la division du corps charnu en faisceaux imbriqués et du découpage de l'aponévrose interne supérieure en tabliers tendineux plus ou moins indépendants et plissés. Le chef massétérin postérieur tend ainsi à se subdiviser en sous-unités museulo-aponévrotiques. Nous voyons dans cette complication de la texture museulaire l'une des principales caractéristiques des Ursidés. Il semble, en effet, que le masséter profond, faisceau de puissance chez la plupart des Fissipèdes, devienne, chez les Ursidés (et les Ailurinés), un faisceau d'ajustement.

La division en sous-unités possédant, chacune, leur propre armature aponévrotique, leur contingent contractile et leur innervation, répond à la structuration fonctionnelle de la masse museulo-tendineuse homogène des autres Carnivores. L'accentuation de la fonction broyeuse implique un jeu plus subtil des muscles masticateurs : la mandibule doit décrire, au cours de la trituration, des trajectoires complexes, incessamment corrigées, l'aliment ou la proie n'étant plus simplement rompu ou déchiré, mais subissant un début de pétrissage avant d'être dégluti. En outre, la texture du masséter profond est tout à fait comparable chez l'Ourson et le Chiot, fait déjà signalé par Starck (1935). Au cours de la dentition, la masse charnue massétérine profonde, primitivement indivise, se cloisonne progressivement, à mesure que la mastication s'affirme et se perfectionne. C'est chez *Selenarctos* que les dispositifs museulo-aponévrotiques paraissent les plus compliqués ; chaque sous-unité museulaire est pourvue d'une série de lamelles tendineuses disposées en chicanes, entre lesquelles se glissent des couches charnues imbriquées.

Maxillo-mandibularis.

Plus inclinées de bas en haut et d'avant en arrière que chez les Canidés, les fibres du maxillo-mandibulaire divergent fortement à partir de leur insertion mandibulaire et recouvrent toute la face interne de l'arcade zygomatique.

Zygomatico-mandibulaire.

Bien individualisé, le zygomatico-mandibulaire devient extrêmement épais chez les Ours bruns et noirs ; ces faisceaux tendent à s'enrouler les uns autour des autres en dérivant, chacun, un trajet hélicé.

Temporal.

Le temporal diffère nettement de celui des Canidés. Revêtu d'une aponévrose puissante et renforcée très fortement en arrière, il possède une *pars orbitalis* relativement réduite et une *pars temporalis* volumineuse. La gracilité de la *pars orbitalis* oppose nettement les Ursidés aux Fissipèdes qui affirment la fonction sectoriale (particulièrement aux Félidés). La *pars temporalis* comprend deux couches contractiles, comme chez les Canidés, mais la couche charnue superficielle, très épaisse, recouvre presque complètement la couche profonde. La *pars temporalis* mêle plus ou moins ses fibres à celles de la *pars orbitalis*, en avant, et du zygomatico-mandibulaire, en arrière. L'aponévrose intra-museulaire paraît plus faible que chez les Canidés et ne se réfléchit pas antérieurement en direction du crâne. Elle est

Source : MNHN, Paris

complètement enfouie dans la masse charnue, contrairement à ce que l'on observe chez les Félidés. La couche musculaire profonde de la *pars temporalis*, quoique plus volumineuse, conserve exactement les mêmes rapports que chez les Canidés.

Ptérygoïdien médial.

Le ptérygoïdien médial, moins puissant que chez les Canidés, possède un faisceau antérieur fortement réduit. Les chefs postérieurs, plus transversaux, agissent, de ce fait, davantage comme des faisceaux diducteurs qu'élévateurs. L'aire d'insertion cranio-faciale décroît, contrairement à l'aire d'insertion mobile ; corrélativement, l'angle de divergence des fibres ptérygoïdiennes devient plus faible que chez les autres Carnivores.

Ptérygoidien latéral.

A l'inverse du ptérygoïdien médial, le ptérygoïdien latéral s'accroît et se scinde en deux faisceaux indépendants différemment orientés par rapport au crâne et au condyle mandibulaire. Ce dédoublement peut être mis en relation avec l'affirmation de la diduction, elle-même liée à celle de la fonction broyeuse. La scission du ptérygoïdien latéral s'opère juste au niveau de la lame aponévrotique intra-musculaire. Tout se passe comme si le muscle s'était disjoint par suite du pivotement relatif de ses deux couches supérieure et inférieure maintenues en place du côté mandibulaire et écartées du côté cranien. Le faisceau inférieur se porte ainsi transversalement, tandis que le faisceau supérieur se dirige obliquement vers l'avant.

Digastrique.

Le digastrique, fort épais, se termine sur la mandibule, à l'union du corps et de la branche montante. A ce niveau, la mandibule se coude et différencie fréquemment un petit épaulement, homologue du lobe sub-angulaire d'Huxley.

B — Thalassarctos maritimus.

L'Ours blanc diffère moins des Canidés que les Ours bruns et noirs ; il illustre, du point de vue myologique, un type intermédiaire entre les uns et les autres.

Le masséter, plus globuleux que chez *Ursus* et *Selenarctos*, se réfléchit nettement sous la mandibule. En outre, il recouvre, comme chez les Canidés, l'articulation temporo-mandibulaire mais, au même titre que chez les autres Ursidés, empiète fort peu sur le maxillaire. L'aponévrose massétérine superficielle, indivise, donne insertion, en haut et en avant, aux faisceaux charnus antérieurs du *masseter superficialis, lamina prima ;* ces derniers, épais, sont presque perpendiculaires au plan d'occlusion. Le *masseter superficialis, lamina secunda*, pourvu d'une aponévrose de constitution à un seul feuillet, robuste et large, relie les deux tiers postérieurs du bord inférieur de l'arcade zygomatique à la crête diagonale. Ses fibres suivent un trajet vertical.

Le *masseter intermedius*, aux fascicules parallèles à ceux du faisceau précédent, paraît plus réduit que chez les Canidés. L'aponévrose moyenne supérieure, bien individualisée, se place juste en dedans de l'aponévrose moyenne inférieure, et, fait exceptionnel, s'insère sur le bord inférieur du malaire, sans déborder sur l'apophyse zygomatique du temporal.

Comme chez les Ours bruns et noirs, le *masseter profundus* ne montre pas de *pars anterior* mais, par contre, la texture de la *pars posterior* se révèle beaucoup plus simple. De même que chez les Canidés, existent deux aponévroses profondes, inférieure et supérieure, réunies par l'intermédiaire de fibres charnues groupées en deux couches partiellement fusionnées. Toutefois, un petit faisceau supplémentaire, possédant une aponévrose d'insertion zygomatique, s'intercale entre les deux couches précédentes, dans la région postérieure de la fosse massétérine et en avant de l'articulation temporo-mandibulaire. Les fibres profondes du masséter s'orientent, par ailleurs, très obliquement vers l'arrière et s'implantent sur toute l'étendue de la face interne de l'arcade zygomatique, en arrière de la suture zygomato-malaire.

Le maxillo-mandibulaire offre les mêmes caractères que chez les Canidés, tandis que le zygomatico-mandibulaire s'épaissit fortement et décrit une arche très incurvée comme chez les Ours bruns.

Source : MNHN, Paris

Le temporal diffère nettement de celui du Chien et montre exactement les mêmes particularités que chez *Ursus* et *Selenarctos*.

Le ptérygoïdien médial se réduit sensiblement en volume. Son armature aponévrotique possède tous les éléments tendineux rencontrés chez le Chien. La réduction et la simplification portent donc principalement sur les faisceaux charnus et n'affectent pratiquement pas les constituants tendineux. Le ptérygoïdien médial donne ainsi l'impression d'être beaucoup plus tendinifié que chez les autres Ursidés et même que chez les Canidés.

Le ptérygoïdien latéral, trapu, offre des caractères inverses. Sa masse charnue acquiert la même importance que chez les Ours bruns tandis que son armature tendineuse conserve la texture relativement simple décrite chez les Canidés. Le ptérygoïdien latéral, fortement attaché à la capsule de l'articulation temporo-mandibulaire, se divise en deux plans, supérieur et inférieur, possédant chacun un tendon d'insertion bien différencié. Ces deux couches ne s'orientent toutefois pas différemment l'une de l'autre.

Nos observations sur l'Ours blanc s'accordent avec celles de Schumacher (1961). Néanmoins, les caractéristiques des Ursidés ressortent mieux de l'étude des Ours bruns et noirs que de celle de l'Ours blanc qui se montre, du point de vue myologique, moins spécialisé.

En définitive, les deux genres *Ursus* et *Selenarctos* diffèrent davantage des Canidés que *Thalassarctos* qui figure un type intermédiaire. Cela ne doit aucunement laisser supposer une quelconque sériation dans laquelle l'Ours blanc représenterait un « maillon intermédiaire ». Nous pensons plutôt que ces faits s'expliquent par la spécialisation du régime alimentaire et la modification de l'articulé dentaire. Par rapport aux Canidés, l'Ours brun d'Eurasie, l'Ours noir d'Amérique et l'Ours noir du Thibet affirment une très forte tendance omnivore. Leur régime alimentaire est franchement mixte, comportant aussi bien de petits Oiseaux et Mammifères, des Insectes, des œufs et des Poissons que des fruits (notamment des baies), divers végétaux et du miel (voir plus loin). Parallèlement, les prémolaires régressent, tandis que les mâchelières, pourvues de cuspides surbaissées et de nombreux tubercules accessoires, s'accroissent sensiblement en volume. Les carnassières perdent tout caractère lacérateur. En somme, l'articulé dentaire subit de profondes transformations ; l'engrènement des molaires antagonistes, beaucoup moins profond que chez les Canidés, ne s'oppose plus au frottement des tables triturantes supérieure et inférieure. Le débattement latéral de la mandibule y gagne sensiblement en ampleur. Tous ces faits traduisent une affirmation de la fonction broyeuse et une réduction concomitante de la fonction sectoriale. Par contre, l'Ours blanc présente un régime franchement carnassier à base de Poissons et de Mammifères marins (jeunes Phoques et Morses en particulier). Il n'affirme que faiblement les tendances générales de la famille.

***

En résumé, les principaux traits qui distinguent les Ursidés des Canidés sont [1] :

— masséter plat ;
— *masseter superficialis*, *lamina prima* ne recouvrant pas intégralement les couches profondes et empiétant très peu sur le maxillaire ;
— faisceaux massétérins superficiels antérieurs développés et verticaux ;
— *pars reflexa* massétérine puissante au niveau de l'angle mandibulaire ;
— complication de la structure du *masseter profundus*, *pars posterior*, qui tend à se subdiviser en sous-unités possédant chacune leur propre armature aponévrotique et leur propre contingent de fibres contractiles ;
— épaississement et incurvation du zygomatico-mandibulaire ;
— réduction de la *pars orbitalis* du temporal ;
— accroissement de la *pars temporalis* du temporal ;
— épaississement et extension de la couche charnue superficielle de la *pars temporalis* ;
— légère réduction de l'aponévrose intra-musculaire du temporal ;
— épaississement de la nappe profonde de la *pars temporalis* ;
— gracilité du ptérygoïdien médial ;

1. Afin de faciliter les analyses fonctionnelles ultérieures, nous résumerons à la fin de chaque chapitre les caractéristiques les plus marquantes des diverses familles de Carnivores étudiées.

Source : MNHN, Paris

— forte réduction du chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial ;
— diminution de l'angle de divergence des fibres ptérygoïdiennes ;
— orientation transversale des faisceaux postérieurs du ptérygoïdien médial ;
— accroissement du ptérygoïdien latéral ;
— dédoublement du ptérygoïdien latéral en deux faisceaux supérieur et inférieur.

3° MUSTELIDAE.

Les Mustélidés constituent un groupe divers et nombreux, actuellement distribué sur toute la Terre (sauf Madagascar et l'Australie). Leurs régimes alimentaires sont éminemment variables. Il existe un nombre élevé de genres exclusivement carnassiers (*Mustela*, *Vormela*, *Poecilogale*, *Taxidea*...) dont certains s'attaquent à de très grosses proies [1] (*Gulo*) ; d'autres ont un régime mixte composé de fruits, d'œufs, d'Insectes, de petits Oiseaux et Mammifères (*Galera*, *Zorilla*, *Meles*, *Helictis*...). *Enhydra* offre même l'exemple d'un régime en grande partie malacophage puisqu'elle se nourrit de Mollusques, de Crustacés et d'Echinodermes (auxquels s'ajoutent diverses Algues). Quant à *Mellivora*, c'est « un grand amateur de miel et de couvain d'Abeilles. »

L'analyse de l'architecture des muscles masticateurs des Mustélidés appelle quelques remarques préalables importantes. En dépit de la disparité de la famille, subdivisée en cinq sous-familles, pour la plupart riches en genres et espèces, d'une part, de la diversité des régimes alimentaires, d'autre part, le plan d'organisation de la musculature masticatrice se révèle remarquablement stable. On pourrait peut-être déduire hâtivement de cette constance que, chez les Mustélidés, à l'inverse de ce que l'on constate chez la plupart des Mammifères, les facteurs qui, d'ordinaire, influent sensiblement sur les propriétés des muscles masticateurs perdent ici tout effet. En somme, on pourrait penser que les muscles jouissent d'une inhabituelle « autonomie ». Un examen attentif de la texture musculaire nous montrera que cette interprétation est inexacte. En effet, si les remaniements ne se découvrent pas au simple examen de la musculature masticatrice considérée dans son ensemble, on les discerne au niveau de certaines aponévroses de constitution ou de faisceaux charnus bien déterminés. C'est l'analyse des détails de structure qui nous fournira les renseignements les plus précieux et nous guidera dans l'interprétation du mécanisme des mâchoires. Cela implique la confrontation d'un très grand nombre de genres et d'espèces.

Nous comparerons tout d'abord aux Canidés, *Mustela* (*Putorius*) *putorius*, espèce assez commune et caractéristique de la famille. Les autres Mustélidés seront ensuite, tour à tour, comparés au Putois.

A — Mustela (Putorius) putorius.

Le Putois se distingue nettement des Canidés et des autres Fissipèdes (Viverridés exceptés) par la morphologie du temporal. Ce muscle, volumineux et très allongé, représente l'élément le plus important de la musculature masticatrice. Par contre, le masséter et le ptérygoïdien médial se réduisent sensiblement. Corrélativement, les trois élévateurs de la mandibule modifient leurs proportions respectives, ce qui donne à la musculature masticatrice son dessin très caractéristique. Le ptérygoïdien latéral, le mylo-hyoïdien et le génio-hyoïdien conservent les mêmes proportions que chez les Canidés. Le digastrique s'épaissit et prend une direction voisine de l'horizontale. A ces changements de la musculature masticatrice considérée dans son ensemble, s'ajoutent plusieurs modifications de texture que nous allons passer en revue.

MASSÉTER.

Outre sa réduction, le masséter du Putois se distingue de celui du Chien par sa très faible obliquité sur le plan horizontal. Il donne ainsi l'impression de s'étirer en longueur (18 mm de haut pour 25 mm de long, en moyenne). Ses fibres se portent de haut en bas et d'avant en arrière, formant avec le plan occlusal un angle moyen de 30°.

Le *masseter superficialis*, *lamina prima*, possède une aponévrose d'insertion simple, les pennes

1. En comparaison de leur propre taille corporelle.

Source : MNHN, Paris

supérieur et inférieur étant soudés. Les fibres de l'aponévrose massétérine superficielle n'empiètent pas sur le maxillaire et se limitent principalement au malaire. Parallèles entre elles, presque rectilignes, les fibres se portent directement en bas et en arrière, puis passent à des faisceaux charnus. Deux profondes fissures découpent la moitié inférieure de l'aponévrose en trois rubans tendineux. L'aponévrose superficielle se réfléchit très faiblement en dedans, dans sa partie antérieure; elle n'entre donc pratiquement pas dans la constitution du bord antérieur du muscle (absence de tendon de ZLABEK).

Nées de la face profonde de l'aponévrose superficielle, les fibres charnues prolongent les tendineuses vers le bas et l'arrière, puis se réfléchissent vers l'intérieur en contournant la région angulaire de la mandibule. Contrairement aux conditions rencontrées chez les Caniués et les Cuoninés, la *pars reflexa* s'épaissit en arrière de la branche montante et s'amincit en dessous. Nous retrouverons une disposition semblable chez les autres Mustélidés et la plupart des Viverridés.

Le masséter superficiel ne recouvre pas intégralement les couches musculaires profondes ; ces dernières apparaissent (quoique dans une moindre mesure que chez les Ursidés) au niveau de l'angle postéro-supérieur, juste en avant de l'articulation temporo-mandibulaire.

Le *masseter superficialis, lamina secunda*, paraît relativement plus puissant que chez le Chien. Comme chez ce dernier, l'aponévrose moyenne inférieure se subdivise en trois feuillets. Le feuillet externe, constitué de longues fibres rectilignes et parallèles (elles atteignent presque l'arcade zygomatique), forme un angle de 45° avec le plan d'occlusion; son insertion, beaucoup plus étendue que chez les Canidés, joint, en décrivant un arc concave vers l'avant, le milieu du bord postérieur de la branche montante, au point le plus antérieur du bord libre. Les deux autres feuillets sont, par contre, relativement plus faibles que chez les Canidés; le feuillet moyen s'amincit tandis que l'interne se dissocie en une suite de languettes effilées séparées les unes des autres par des pinceaux charnus.

En définitive, la texture de l'aponévrose moyenne inférieure se simplifie. Le feuillet externe se renforce et tend à suppléer les deux autres feuillets qui s'estompent. Le Putois montre donc, à cet égard, une disposition intermédiaire entre celle des Fissipèdes de grande taille, chez lesquels l'aponévrose moyenne inférieure est toujours trifascieulée, et celle des espèces de petite taille où ce tendon plat se réduit à un seul plan fibreux.

Les faisceaux charnus du *masseter superficialis, lamina secunda*, qui relient l'aponévrose moyenne inférieure à l'arcade zygomatique, offrent exactement les mêmes caractères que chez les Canidés.

De même, le *masseter intermedius* ressemble à celui du Chien. L'aponévrose moyenne supérieure, ténue, naît sur le bord inférieur de l'arcade zygomatique (dans sa moitié postérieure). Les fibres, faiblement divergentes, se portent en bas : les postérieures se dirigeant vers l'arrière, les antérieures vers l'avant, tandis que les intermédiaires s'orientent perpendiculairement au plan d'occlusion centrique. Les fibres sont, en outre, d'autant plus courtes et dissociées que plus antérieures; vers l'avant, il ne s'agit plus que d'un enchevêtrement de cordonnets fibreux et de faisceaux charnus.

Le *masseter profundus* se divise nettement en une *pars anterior* et une *pars posterior*. La première, beaucoup plus grêle que chez les Canidés, entre en rapport intime avec les faisceaux antérieurs du *masseter superficialis, lamina prima*, auxquels elle adhère fortement. Elle est pourvue d'une aponévrose d'insertion généralement dissociée en une multitude de petits tendons verticaux. Par contre, la *pars posterior* se montre à la fois plus robuste et mieux délimitée. L'aponévrose profonde inférieure, qui la recouvre presque intégralement, est constituée de fibres plus érigées que chez les Canidés. L'angle qu'elles forment avec le plan d'occlusion centrique atteint 155° à 160°. L'aponévrose profonde supérieure, également plus verticale, s'incline à 130° en moyenne sur le plan horizontal.

En définitive, le *masseter profundus* paraît être, chez le Putois, plutôt un faisceau élévateur qu'un faisceau rétropulseur de la mandibule.

MAXILLO-MANDIBULAIRE ET ZYGOMATICO-MANDIBULAIRE.

Le maxillo-mandibulaire et le zygomatico-mandibulaire possèdent les mêmes propriétés que chez les Canidés ; le maxillo-mandibulaire s'oriente toutefois plus verticalement.

TEMPORAL.

Outre l'accroissement relatif en longueur et en volume (déjà mentionné), le temporal du Putois diffère de celui du Chien par son orientation voisine de l'horizontale. L'angle formé par la direction moyenne du muscle et le plan d'occlusion centrée s'aplanit et atteint 180°. Sur deux spécimens nous avons même

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

rencontré, chose tout à fait exceptionnelle chez les Mammifères, des angles supérieurs à 180° (185° et 190°) ; de plat, l'angle est donc devenu rentrant.

Les deux muscles antimères s'accolent l'un à l'autre dans le plan sagittal médian mais n'échangent toutefois aucune fibre charnue à ce niveau.

La *pars orbitalis* paraît plus réduite que chez les Canidés. La *pars temporalis* présente une couche superficielle, annexée à l'aponévrose temporale (*fascia*), et une profonde, hipennée. La couche superficielle, limitée au tiers postérieur du muscle, laisse presque totalement à découvert l'aponévrose d'insertion (Sehnenspiegel). Elle se soude étroitement, en dedans, à la lame externe de la couche profonde. Cette dernière, fort discrète et mal délimitée, mélange en avant ses fibres à celles de la *pars orbitalis* et, en arrière, à celles de la couche superficielle. Elle ne s'individualise franchement que dans son tiers moyen, lequel empiète très faiblement sur l'aponévrose de constitution.

La lame interne de la couche profonde recouvre toute l'étendue de la fosse pariéto-temporale, en arrière de l'aire d'insertion de la *pars orbitalis*. Ses longues fibres charnues relient directement la surface osseuse exocranienne à la face profonde de l'aponévrose intra-musculaire.

La seule différence présentée par le tendon du temporal du Putois prend une extrême importance au point de vue physiologique. Au lieu de diverger à partir du coroné, en dessinant un éventail largement ouvert, les fibres aponévrotiques se portent toutes vers l'arrière, parallèlement au plan d'occlusion centrique. Tout se passe comme si l'éventail fibreux des Canidés s'était refermé aux deux-tiers de telle manière que ses rayons les plus antérieurs deviennent à peu près parallèles aux rayons postérieurs horizontaux. Ce remaniement de l'armature aponévrotique du temporal retentit grandement sur le mécanisme des mâchoires (voir 2e partie, Anatomie fonctionnelle).

Ptérygoïdien médial.

Le ptérygoïdien médial du Putois possède le même plan d'organisation et les mêmes rapports que celui du Chien. Il paraît cependant beaucoup plus grêle que chez ce dernier. En outre, par de nombreux traits, il rappelle celui des Viverridés. Cette ressemblance peut surprendre puisque les Mustélidés se classent parmi les *Canoidea* tandis que les Viverridés se rangent parmi les *Feloidea*. Elle tient sans doute à la commune petitesse de ces animaux, laquelle entraîne une incontestable simplification morphologique et, par suite, une certaine similitude de forme et de structure. Elle peut s'expliquer aussi du fait que le mécanisme des mâchoires est à peu près le même chez les petits Mustélidés et Viverridés. Ainsi donc, les différences anatomiques s'estompent à tel point que les membres de ces deux familles partagent, par suite d'un phénomène de convergence par parallélisme, un grand nombre de propriétés communes. Il est assez rare d'observer, chez des Mammifères appartenant à deux rameaux phylétiques de niveau systématique élevé (sous-Ordre ou super-Famille), des dispositifs musculaires si parfaitement adéquats.

Les constituants des armatures aponévrotiques demeurent eux aussi les mêmes que chez les Canidés. On relève toutefois plusieurs différences. La lame recouvrante de l'armature mobile, formée de fibres plus transversales, s'étend beaucoup plus loin vers l'arrière. La lame aponévrotique interne se porte franchement en dedans et, corrélativement, tend à devenir perpendiculaire au plan sagittal médian. De ce double changement d'orientation résulte un accroissement de l'intensité de la composante transversale de la force déployée par le ptérygoïdien médial, ainsi qu'une diminution proportionnelle de la composante sagittale para-médiane (ce que l'on retrouve également chez les Viverridés).

L'armature fixe est pourvue, comme chez le Chien, de deux tendons plats distincts. L'aponévrose moyenne inférieure est très semblable à celle de ce dernier (elle s'apparente encore davantage à celle des Canidés de petite taille, le Fennec notamment). Par contre, l'aponévrose profonde supérieure s'oriente perpendiculairement au plan sagittal médian, ses fibres devenant ainsi parallèles à l'axe bi-condylien de rotation. Les proportions des trois faisceaux charnus s'en trouvent modifiées. Le volume du chef sous-orbitaire décroît sensiblement tandis que les deux autres faisceaux s'étendent plus loin vers l'arrière. Il en résulte un accroissement de la portion distale du ptérygoïdien médial, coïncidant avec le développement symétrique de la *pars reflexa* massétérine. Ainsi se constitue, en arrière de la mandibule, par suite de la fusion intime des fascicules massétérins et ptérygoïdiens les plus postérieurs, une puissante cravate musculo-tendineuse qui ceint énergiquement la branche montante et s'oppose aux mouvements de rétropulsion ou de rétrusion. Nous retrouverons une disposition semblable chez les Félidés, et presque identique chez les Viverridés.

Source : MNHN, Paris

PTÉRYGOIDIEN LATÉRAL.

Le ptérygoïdien latéral est incontestablement le muscle masticateur qui diffère le moins de son homologue chez les Canidés, à tel point qu'il peut être considéré comme une réduction du ptérygoïdien latéral de ces derniers.

B — Étude comparative des Mustelidae.

Dans ce qui suit nous examinerons les variations rencontrées au sein de la Famille des Mustélidés ; chaque genre ou espèce sera confronté au Putois, pris comme type moyen de comparaison. Nous envisagerons successivement les diverses sous-Familles : *Mustelinae*, *Melinae*, *Mellivorinae*, *Mephitinae* et *Lutrinae*.

Mustelinae.

Mustela (*Putorius*) *furo.*

Le Furet se montre très semblable au Putois. Cependant, il existe entre cette espèce plus ou moins domestique et le Putois sauvage une légère différence portant sur le développement des temporaux. Tandis que chez le Putois les deux muscles antimères s'accolent sagittalement, ils demeurent fréquemment distants l'un de l'autre (d'un demi à un centimètre) chez le Furet. Cette séparation (repérée sur les crânes grâce au dédoublement de la crête sagittale en deux lignes pariétales) s'observe plus fréquemment chez les Furets que chez les Putois, ce qui est vraisemblablement en rapport avec la domestication [1].

Mustela erminea.

Chez l'Hermine, la musculature masticatrice offre, en ce qui concerne l'orientation des faisceaux massétérins et temporaux, une disposition intermédiaire entre celle du Putois et celle de la Belette (voir ci-après). Elle se signale également par l'inclinaison de la *pars temporalis* et des muscles masséter et ptérygoïdien médial. Par ailleurs, tandis que le temporal s'accroît davantage que chez le Putois, le masséter et le ptérygoïdien médial s'amenuisent, leurs dimensions prenant ici leur plus faible valeur.

Mustela nivalis.

De tous les Mustélinés, c'est sans doute la Belette qui montre les changements d'orientation des faisceaux les plus accentués. Le temporal et le digastrique deviennent parallèles au plan d'occlusion centrée, donc parallèle entre eux. De même, le *masseter superficialis* se rapproche de l'horizontale. Par contre, le *masseter intermedius* et le *masseter profundus* se dirigent verticalement et deviennent orthogonaux aux faisceaux précédents. Dans le chapitre d'Anatomie fonctionnelle, nous verrons que de tels remaniements s'accordent avec le mode de coaptation énergique des mâchoires, l'exécution de mouvements alternatifs rapides de faible amplitude et, enfin, la possibilité de projeter vivement la mandibule vers le haut pour utiliser l'effet de choc.

L'épaississement du digastrique accroît sa force contractile, ce qui permet un mouvement de rappel spontané de la mandibule immédiatement après l'ouverture de la gueule. En outre, le ventre antérieur du digastrique sous-tend partiellement le mylo-hyoïdien et participe ainsi à la constitution du plancher buccal.

A la différence du Putois, la couche superficielle du temporal s'étale et recouvre la moitié de la *pars temporalis* profonde, l'aponévrose de constitution tendant à devenir intra-musculaire.

Les deux ptérygoïdiens présentent les mêmes caractères que chez le Putois.

Mustela lutreola.

Chez le Vison, le masséter, assez plat, possède une aponévrose superficielle large et indivise dont les fibres parallèles et rectilignes forment un angle moyen de 45° avec le plan d'occlusion centrée. L'aponévrose moyenne inférieure, bien différenciée, quoique réduite à un seul feuillet, s'incline vers

1. Par suite des changements de comportement et de régime alimentaire, les animaux domestiqués montrent souvent des signes de régression de la musculature masticatrice affectant principalement les temporaux ; corrélativement, le modelé des surfaces d'insertion s'estompe ou se modifie.

Source : MNHN, Paris

l'avant à 60° sur l'horizontale. L'aponévrose moyenne supérieure et les fibres charnues du *masseter intermedius* se dirigent presque verticalement. Les aponévroses profondes inférieure et supérieure s'orientent obliquement vers l'arrière et le haut (12°), leurs fibres devenant parallèles entre elles.

Par suite de l'importante réduction de la *pars orbitalis*, le tendon du temporal apparaît immédiatement au-dessous de la tunique (*fascia temporalis*). Ses fibres, sigmoïdes dans la partie supérieure, se portent horizontalement dans les parties moyenne et inférieure. Nous n'avons relevé, quant aux autres muscles masticateurs, aucune variation notable avec le Putois.

Martes foina et *Martes martes*.

On retrouve chez la Fouine et la Martre, la plupart des traits observés dans les espèces du genre *Mustela*. Comme chez le Vison, le masséter est plat. Tous les faisceaux massétérins, à l'exception du chef superficiel, se redressent. Leur direction générale avoisine la verticale. Ainsi, l'aponévrose moyenne inférieure forme un angle de 80° avec le plan d'occlusion centrée, l'aponévrose moyenne supérieure prend une direction verticale, et l'aponévrose profonde supérieure ne s'incline plus qu'à 110° vers l'arrière. D'autre part, le *masseter profundus* prend plus d'importance que le *masseter superficialis*. Ces deux modifications conjuguées (orientation de l'aponévrose moyenne inférieure perpendiculairement à l'horizontale et épaississement du masséter profond) s'accordent avec la cinématique très particulière des petits Mustélidés chez lesquels les mâchoires accomplissent des mouvements de va-et-vient rapides mais de faible amplitude.

A la différence des représentants du genre *Mustela*, la couche superficielle de la *pars temporalis*, ainsi que la *pars orbitalis* du temporal, restent, chez *Martes*, en continuité et recouvrent presque complètement le tendon du temporal.

Le ptérygoïdien médial échange, en arrière de la branche montante, de nombreuses fibres avec le masséter, comme chez les Viverridés. Les couches inférieures et son aponévrose recouvrante se dirigent perpendiculairement au plan sagittal médian et deviennent, par conséquent, parallèles au plan d'occlusion centrée.

Le ptérygoïdien latéral est rigoureusement transversal.

Zorilla zorilla et *Poecilictis lybica*.

Le masséter, les ptérygoïdiens médial et latéral offrent les mêmes particularités que chez *Martes*. Le temporal est doté d'une couche superficielle totalement recouvrante. Son expansion, déjà bien amorcée chez *Martes* (par rapport à *Mustela*), atteint ici son maximum. Le tendon du temporal se trouve donc complètement enfoui dans la masse charnue, comme cela s'observe chez les Primates à l'exception des Tupaïdés, Lémuridés et Indridés (Saban, 1963). La superposition des deux couches de la *pars temporalis* semble d'ailleurs plus parfaite chez *Poecilictis lybica* que chez *Zorilla zorilla*.

Gulo gulo.

Le Glouton se singularise tout d'abord par sa très grande taille (comparativement à celle des Mustélinés précédents). De plus, ce prédateur attaque volontiers et met à mort des Mammifères plus lourds que lui : Veaux, Rennes, Élans... Il ne poursuit pas ses victimes comme le font les Canidés ou le Guépard, mais pratique la chasse à l'affût. Il pose, pour ces différentes raisons, des problèmes qui lui sont propres.

Si un certain nombre de caractères particuliers de la musculature masticatrice peuvent s'expliquer à partir d'arguments d'ordre fonctionnel, plusieurs autres ne semblent tenir qu'à la grande taille du Glouton. Les armatures aponévrotiques se compliquent, ce qui rappelle les dispositifs des Ursidés (contrairement à la simplification couramment rencontrée chez les Fissipèdes de très petite taille). D'autre part, la disproportion relevée, chez les autres Mustélinés, entre temporal et masséter ne se retrouve pas ici.

Chez le Glouton, le masséter ne subit aucune réduction relative. Sa longueur atteint 45 mm, sa hauteur 40 mm et sa grande diagonale 55 mm. Les proportions rappellent, par conséquent, celles des Ursidés.

L'aponévrose superficielle, formée d'un seul feuillet, s'oriente très obliquement de haut en bas et d'avant en arrière par rapport au plan d'occlusion centrée, laissant à découvert, comme chez les Ursidés et Ailurinés, les faisceaux profonds en avant de l'articulation temporo-mandibulaire. Le *masseter superficialis, lamina prima* naît sur le bord inférieur de l'arcade zygomatique mais empiète peu sur la tubérosité du maxillaire. La crête d'insertion linéaire est toujours bien dessinée sous forme d'un

Source : MNHN, Paris

trait rugueux, plus ou moins végétant, large de 2 à 3 mm. Elle donne attache uniquement à des fibres tendineuses entrant dans la constitution de l'aponévrose superficielle. Nés de la face profonde de cette dernière, les faisceaux charnus se portent en direction de la mandibule exactement comme chez les Canidés. Le corps musculaire se réfléchit sous le bord inférieur de la branche montante, créant ainsi une sangle puissante, beaucoup plus épaisse en dessous qu'en arrière de la branche verticale (caractère de Canidés et d'Ursidés, exceptionnel chez les Mustélidés).

Après section de l'aponévrose superficielle au ras de son attache zygomatique, le rabattement de la masse musculaire adhérente permet, comme chez les Ursidés, sans arrachement ni dilacération, d'ouvrir le masséter comme on tourne une page de livre, un plan de clivage séparant la couche externe des couches sous-jacentes. On met ainsi directement à jour l'aponévrose moyenne inférieure, bipennée, dont le feuillet externe se réfléchit tandis que le feuillet interne demeure en place. Ces deux lames tendineuses s'insèrent sur une crête diagonale longue de 25 mm fortement burinée et située seulement à 3 mm en moyenne au-dessus du bord inférieur de la mandibule. La face superficielle du feuillet externe reçoit les fibres charnues du *masseter superficialis*, *lamina prima*. Ces dernières s'implantent, d'autre part, sur la face profonde du feuillet interne et se mêlent à celles des couches massétérines intermédiaires.

Contrairement aux conditions rencontrées chez les autres Fissipèdes, le masséter du Glouton montre un degré extrême de complexité par suite de l'interpénétration de ses faisceaux moyens (*masseter superficialis*, *lamina secunda*, *m. intermedius* et *m. profundus*, *pars anterior*). Par surcroît, les divers éléments tendineux mis en commun se plissent ou se divisent en formant de multiples chicanes. Les schémas de la figure 25, mettent en évidence les diverses étapes de la dissection permettant de reconnaître successivement, de dehors en dedans, les trois aponévroses de constitution imbriquées. Apparaît tout d'abord, une lame tendineuse à fibres verticales, découpée par deux profondes fissures en trois rubans antérieur, moyen et postérieur. Cette lame correspond au troisième feuillet de l'aponévrose moyenne inférieure du Chien. L'aponévrose moyenne du Glouton est donc trifasciculée, le feuillet interne étant séparé des deux autres par suite de la fusion partielle du *masseter superficialis*, *lamina secunda* et du *m. intermedius* [1]. On discerne ensuite une lame aponévrotique découpée en dents de scie qui, en raison de son insertion zygomatique, peut être considérée comme homologue de l'aponévrose moyenne supérieure. Les aponévroses moyennes supérieure et inférieure entretiennent entre elles des rapports très particuliers. Les feuillets antérieur et postérieur de l'aponévrose inférieure sont externes par rapport à la supérieure, tandis que le feuillet intermédiaire devient profond. Nous n'avons jamais rencontré, chez les autres Carnivores, une telle confusion entre *masseter superficialis*, *lamina secunda* et *masseter intermedius*.

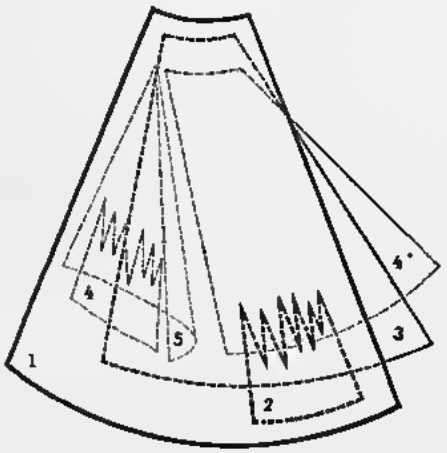


FIG. 25. — Diagramme de l'armature aponévrotique du *masseter profundus*, *pars posterior* chez le Glouton. 1, tablier externe. 2, lamelle antérieure. 3, tablier moyen. 4, lamelle postérieure. 4', tablier profond antérieur. 5, tablier profond postérieur.

Sous les éléments museulo-aponévrotiques que nous venons de décrire apparaît un tendon plat, épais, attaché entre le bord inférieur de la fosse massétérine et la crête diagonale, divisé dans sa partie supérieure en deux lamelles divergentes. Très légèrement incliné en haut, en dehors et en arrière, ce tendon représente l'armature d'un faisceau charnu dont les fibres profondes se portent en direction de l'arcade zygomatique, les faisceaux superficiels se mêlant aux fibres qui relient les aponévroses moyennes supérieure et inférieure. Nous pensons qu'il s'agit de la *pars anterior* du *masseter profundus*.

Après résection des couches précédemment décrites, nous mettons à jour la *pars posterior* du *masseter profundus*. Tronconique comme chez la plupart des Carnivores, ce faisceau s'insère, par sa petite base (supérieure), en arrière et en dehors de l'apophyse coronoïde, sur le versant antérieur de la racine transverse et la face interne de l'apophyse zygomatique du temporal (dans son quart postérieur). Les fibres se portent obliquement en bas et en avant puis se terminent dans la fosse massétérine. L'armature de ce faisceau paraît beaucoup plus complexe que chez les autres Mustélidés. Seuls, les Ursidés atteignent un tel degré de complication structurale. Quatre tabliers tendineux se fixent sur l'apophyse zygomatique du temporal. Ils se portent ensuite vers le bas et divergent progressivement en accroissant leur surface et en s'amincissant. Ils passent enfin à des fibres charnues qui gagnent la corticale mandibulaire (Fig. 25).

1. Ce qui est confirmé par l'innervation, une partie des fibres moyennes étant innervée par des filets du nerf massétérin préposés aux couches superficielles.

Source : MNHN, Paris

Nous distinguerons un tablier externe, recouvrant le faisceau, un tablier moyen, et deux tabliers profonds, antérieur et postérieur. Les intervalles ménagés entre ces quatre lames tendineuses ne sont pas uniquement comblés par des fibres charnues, mais aussi par des lamelles aponévrotiques : une lamelle antérieure s'insinue entre les tabliers externe et moyen, une postérieure entre les tabliers profonds postérieur et moyen.

Une telle complexité s'explique difficilement à partir d'arguments d'ordre fonctionnel. On pourrait, en effet, penser qu'elle correspond à une plurivalence du masséter profond, comme chez les Ursidés ; la masse musculaire se subdiviserait alors en unités discrètes assumant des fonctions distinctes ; mais le fait que le masséter profond soit essentiellement un faisceau de puissance (dont la contraction joue surtout en régime isométrique) s'accorde mal avec cette interprétation. Il s'agit plutôt d'une conséquence de l'accroissement de la taille corporelle, propre à cette espèce, laquelle suscite une certaine « exubérance » de forme, à l'inverse de l'exiguïté qui s'accompagne fréquemment d'une simplification morphologique.

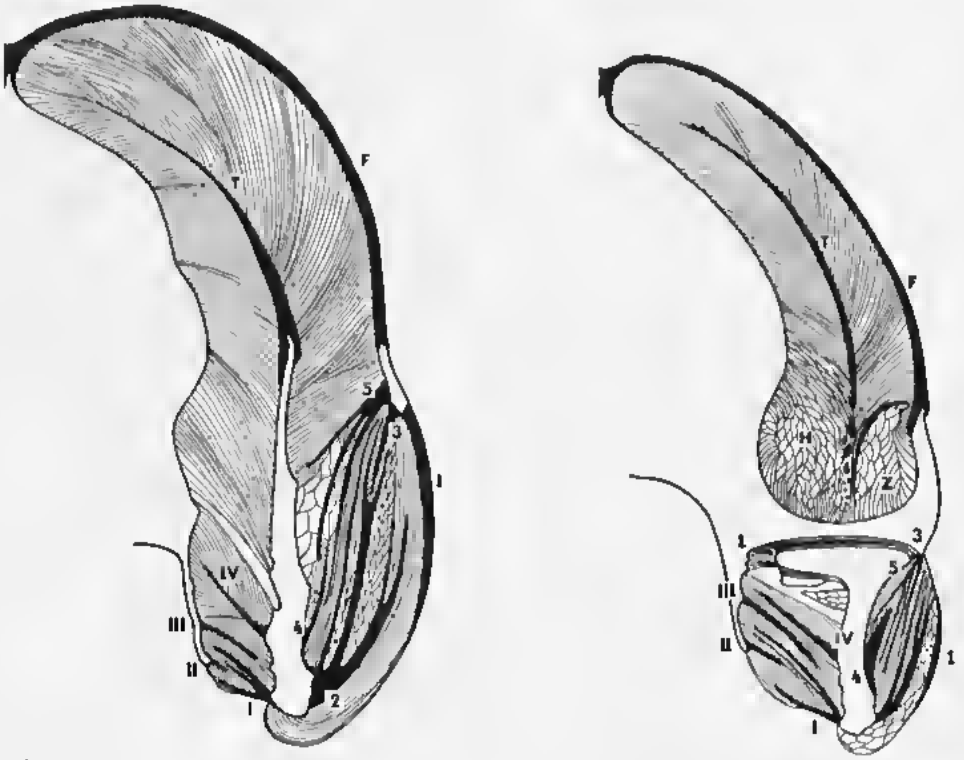


FIG. 26. — *Coupes frontales (schématiques de la musculature masticatrice du Glouton.*

A gauche, coupe passant au niveau du sommet coronoïdien ; à droite, coupe passant au niveau du sommet condylien (côté droit). 1, aponévrose superficielle du masséter ; 2, aponévrose moyenne inférieure ; 3, aponévrose moyenne supérieure ; 4, aponévrose profonde inférieure ; 5, aponévrose profonde supérieure.

I, lame recouvrante du ptérygoïdien médial ; II, aponévrose moyenne supérieure ; III, aponévrose profonde supérieure ; IV, lame profonde de l'armature aponévrotique mobile.

F, fascia du temporal ; H, fascicules horizontaux de la *pars temporalis* (couche interne) ; L, ptérygoïdien latéral ; T, tendon du temporal ; Z, zygomatico-mandibulaire.

Le temporal est nettement bipenné. Le faisceau superficiel, épais, recouvre intégralement les couches profondes. Deux catégories de fibres entrent dans sa constitution : les unes relient la face profonde du fascia à la face interne de l'apophyse coronoïde, les autres unissent directement la face externe de l'aponévrose intra-musculaire au fascia.

Le faisceau profond, épais de 10 mm vers l'avant et de 15 mm vers l'arrière, joint la face interne du coroné et l'aponévrose de constitution à la fosse pariéto-temporale. Les deux chefs, superficiel et profond, constituent la *pars temporalis* précédée d'une *pars orbitalis* bien mieux différenciée chez le Glouton que chez les autres Mustélidés. Cette dernière est séparée des faisceaux postérieurs par un tendon triangulaire hélicoïdal qui représente la portion antérieure réfléchie de l'aponévrose de constitution. Il pousse son insertion jusqu'au trigone rétro-molaire, après avoir longé le bord antérieur de l'apophyse coronoïde sur toute sa longueur (Fig. 26 et 27).

Source : MNHN, Paris

Le ptérygoïdien médial paraît beaucoup plus faible que chez les Canidés et offre la même disproportion avec le temporal que chez les autres Mustélinés. De forme tronconique, il possède une petite base elliptique mandibulaire, inféro-externe, et une grande base cranio-faciale, supéro-interne. Les fibres de la lame recouvrante profonde de l'armature aponévrotique mobile, très peu obliques de bas en haut et de dehors en dedans, sont pratiquement contenues dans un plan parallèle au plan d'occlusion centrée. Par contre, leur obliquité s'accuse d'arrière en avant et de dehors en dedans. Les fibres antérieures forment un angle de 150° avec le plan sagittal médian; les postérieures lui sont perpendiculaires; les intermédiaires prennent une orientation comprise entre ces deux valeurs extrêmes. En regard de la

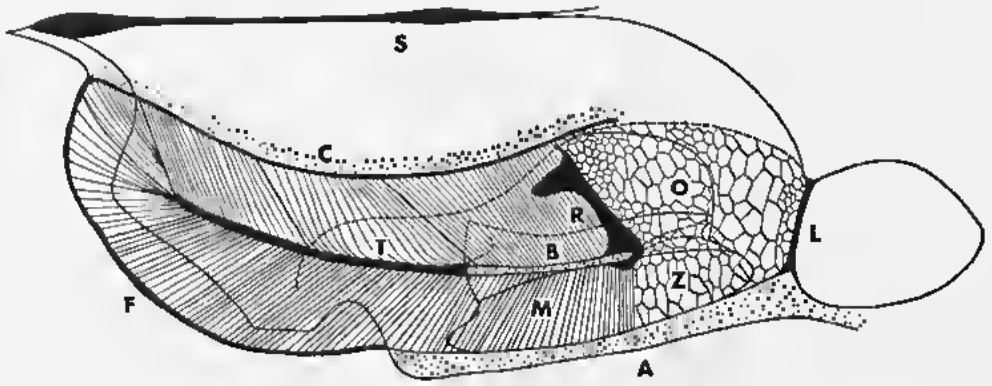


FIG. 27. — *Coupe horizontale (schématique) de la musculature masticatrice, passant à mi-hauteur de l'apophyse coronoïde* (côté droit). *Gulo gulo.*

A, arcade zygomatique ; B, apophyse coronoïde de la branche montante ; C, paroi latérale du crâne ; F, fascia du temporal ; L, ligament rétro-orbitaire ; M, maxillo-mandibulaire ; O, *pars orbitalis* du temporal ; R, lame réfléchie du tendon du temporal ; T, tendon du temporal ; S, projection de la crête sagittale sur le plan de coupe.

lame recouvrante se reconnaît une lame tendineuse solidement implantée sur la moitié antérieure du bord inférieur de la lame naso-pharyngienne. Il s'agit de l'aponévrose moyenne supérieure, exceptionnellement découverte ici dans sa moitié antérieure (caractère d'Ursidés). Postérieurement, elle s'enfouit dans la masse charnue. Un second feuillet, sans équivalent chez les autres Carnivores, double la lame supérieure. Ces divers tendons plats sont reliés entre eux par des faisceaux charnus, comme il est indiqué sur les schémas de la figure 26. Après résection de la couche musculo-tendineuse ci-dessus, on met à jour le feuillet intermédiaire de l'armature aponévrotique mobile dont la ligne d'insertion mandibulaire longe celle de la lame recouvrante (sans se confondre avec elle). Les fibres sont d'autant plus transversales que plus postérieures [1]. Les autres couches et lames aponévrotiques du ptérygoïdien médial présentent, chez le Glouton, les mêmes caractères que chez les autres Mustélinés.

En définitive, le ptérygoïdien médial se signale par la complexité texturale de sa lame recouvrante et de son faisceau postéro-interne.

Le ptérygoïdien latéral et le mylo-hyoïdien n'offrent aucune particularité, tandis que le digastrique montre un fort épaississement et une insertion mandibulaire déplacée vers l'arrière, ne dépassant pas les limites de la branche montante [2].

Melinae.

Les Blaireaux, aux formes assez lourdes, ont un régime alimentaire mixte composé de Végétaux, d'Insectes, de petits Mammifères et d'Oiseaux. La réduction de longueur (mésio-distale) des dents jugales pré-carnassières, l'élargissement (vestibulo-lingual) sensible de la molaire supérieure et du talonide de la carnassière inférieure, trahissent bien la diversité du régime. Pour ces raisons, on s'attendrait assez naturellement à trouver de nettes différences dans la forme et la structure des muscles masticateurs entre Mustélinés et Mélinés ; l'identité de leurs articulations temporo-mandibulaires laisse toute-

1. L'extrémité postérieure du tendon se trouve masquée par un petit chef cylindrique constitué d'un mélange de fibres charnues et aponévrotiques qui relient le bord inférieur de la fossette d'insertion mobile ptérygoïdienne à une lame fibreuse tendue entre la base du crâne et le crochet ptérygoïdien.

2. Aucun Fissipède (Félidés compris) ne possède un digastrique aussi trapu.

Source : MNHN, Paris

fois apparaître un doute à ce sujet. Nous retrouverons en fait, chez les Blaireaux, le même « patron » que chez la Genette et, en particulier, la disproportion caractéristique entre temporal d'une part, masséter et ptérygoïdien médial d'autre part.

Les données myologiques conduisent à reconnaître l'unité morphologique et structurale de la musculature masticatrice des Mustélinés et Mélinés; cependant, du point de vue de l'Odontologie et de l'Ecologie (comportement et régime alimentaires), ces deux sous-Familles diffèrent sensiblement. Les modifications dentaires portent essentiellement sur les proportions des molaires et pré-molaires, les dimensions relatives des secteurs triturant et sectorial, le modelé des faces occlusales (nombre et répartition des cuspides, effacement des sillons intercuspidiens, apparition de ponts d'émail) mais n'affectent ni l'*occlusion* ni l'*articulé*. Les connexions interdentaires restent, par conséquent, semblables chez les Mustélinés et Mélinés. Les variations de forme ne s'assortissent pas d'une élévation ou d'une diminution de la hauteur d'engrenure telles que l'articulé, et par suite la cinématique mandibulaire, changent *qualitativement*. Le seuil qui permettrait aux variations morphologiques d'influer sur le mécanisme des mâchoires n'est pas atteint.

Il est intéressant de constater que chez les Mélinés (de taille corporelle moyenne, comparativement à celle des autres Mustélidés), on ne retrouve ni les traits caractéristiques des petites espèces, ni ceux du Glouton.

En définitive, les deux systèmes vectoriels qui représentent, dans leur entité, les efforts développés par les muscles masticateurs, chez les Mustélinés et les Mélinés, demeurent équivalents. C'est au maintien des propriétés de l'occlusion et de l'articulé dentaires, d'une part, à l'inconséquence fonctionnelle des variations musculaires imputables à la taille, d'autre part, que nous faisons appel pour justifier la similitude du mécanisme des mâchoires ainsi que la constance des propriétés de l'articulation temporo-mandibulaire et de la musculature masticatrice, nonobstant les différences sensibles de régime alimentaire.

Meles taxus.

De contour arrondi, le masséter mesure en moyenne 40 mm de long et 30 mm de haut. L'aponévrose superficielle, parfaitement recouvrante, ne se divise pas en deux lames. La fente inter-massétérine, très apparente, laisse à découvert une grande partie des couches profondes, comme chez le Glouton. Elle ne se réfléchit pas en dedans dans sa portion antérieure. Les fibres s'insèrent essentiellement sur l'arcade zygomatique, empiétant fort peu sur le maxillaire. L'angle qu'elles forment avec le plan d'occlusion centrée décroît régulièrement d'avant en arrière, de 60° à 20°. La *pars reflexa*, dans la constitution de laquelle n'entrent que les faisceaux massétérins antérieurs et pré-angulaires, se réduit. De plus, les fibres réfléchies ne contournent pas complètement le bord inférieur de la branche montante. L'aponévrose moyenne inférieure ne possède qu'un seul feuillet dont les fibres se dirigent perpendiculairement au plan d'occlusion centrée. Le *masseter intermedius* et l'aponévrose moyenne supérieure sont également verticaux. Le *masseter profundus* se signale à la fois par le redressement de son aponévrose inférieure et par la robustesse de son aponévrose supérieure. La première, aux longues fibres parallèles, ne forme plus qu'un angle de 100° avec l'horizontale. La seconde, outre son extrême développement, se singularise par une orientation faiblement oblique (110° à 120° seulement avec le plan occlusal), ainsi que par l'existence d'une expansion aliforme interne qui arme le cône musculaire sous-jacent (ce qui rappelle le Glouton).

Le temporal, long de 85 mm et haut de 50 mm en moyenne, offre l'exemple, assez exceptionnel chez les Carnivores, d'un muscle bipenné parfait. La couche superficielle de la *pars temporalis* fusionne antérieurement avec la *pars orbitalis*, tout en recouvrant complètement l'aponévrose de constitution et la couche profonde de la *pars temporalis*. Son épaisseur atteint 10 mm en moyenne. Ce dispositif rappelle celui de *Poecilictis*. Les deux temporaux demeurent séparés par la crête sagittale, bien dessinée.

Remarquons enfin que les faisceaux inférieurs du ptérygoïdien médial se disposent comme chez les Mustélinés, perpendiculairement au plan sagittal médian.

Arctonyx collaris et Arctonyx leucolaimus.

Le masséter, très incliné sur le plan d'occlusion centrée, doit son orientation particulière à la coudure de la mandibule. L'angle des branches, montante et horizontale, se referme et devient presque droit. La *pars reflexa* se réduit sensiblement; seuls les faisceaux pré-angulaires postérieurs contournent la mandibule. Les faisceaux antérieurs s'implantent tous sur la face externe de la branche montante. L'aponévrose moyenne inférieure, unifasciculée, s'insère relativement plus haut que chez *Meles*, les fibres se portant vers l'avant suivant un angle de 35° à 40° par rapport au plan d'occlusion centrée. Le *masseter intermedius* et l'aponévrose moyenne supérieure sont rigoureusement verticaux. La *pars*

Source : MNHN, Paris

posterior du *masseter profundus* devient trapézoïdale; sa direction moyenne se redresse entre 90° et 100° par rapport à l'horizontale. L'aponévrose profonde supérieure, constituée de longues fibres concaves vers l'avant, s'oriente à 120° par rapport au plan occlusal.

Le temporal ne présente pas les mêmes proportions que chez les autres Mustélidés. Moins long, plus haut et plus épais, il paraît plus trapu, comme ramassé sur lui-même, mais possède néanmoins la même architecture que chez *Meles*. Toutefois, les deux muscles antimères ne se rejoignent pas sur la ligne sagittale, leurs aires d'insertion crâniennes restant distantes de 15 à 20 mm. Par ailleurs, l'attache mobile du ptérygoïdien médial se déplace vers le haut, tandis que celle du digastrique recule et se situe sous l'apophyse angulaire. Cette convergence, par parallélisme, avec *Otocyon megalotis* et *Nyctereutes procyonoides*, tient essentiellement à l'angulation de la mandibule.

En somme, l'architecture de la musculature masticatrice demeure très semblable à celle de *Meles*.

Mellivorinae.

Mellivora ratel.

Les muscles masticateurs du Ratel présentent des propriétés intermédiaires entre celles des Mustélinés et des Mélinés. Cette espèce se caractérise simplement par l'orientation presque horizontale des fibres massétérines superficielles, l'unicité de l'aponévrose massétérine moyenne inférieure, inclinée à 45° sur le plan d'occlusion centrée, et l'existence d'une couche temporale superficielle plus discrète que chez les Mélinés et que chez *Poecilictis*, *Martes* et *Zorilla*, parmi les Mustélinés. Le tendon du temporal reste partiellement à découvert.

Mephitinae.

Les Méphitinés se différencient des espèces appartenant aux trois sous-Familles précédentes. La disproportion entre le temporal, le masséter et le ptérygoïdien médial s'atténue. Le temporal devient presque parallèle au plan d'occlusion centrée tandis que le masséter s'incline fortement vers l'avant. Du point de vue fonctionnel, ces deux modifications entraînent des effets contraires : la tendance à l'horizontalité du temporal accroît son efficacité, tandis que celle du masséter s'accompagne d'une diminution de la composante élévatrice.

Mephitis mephitica, *Conepatus marpurito et Conepatus suffocans.*

Le masséter, allongé antéro-postérieurement, rappelle celui des Félidés et des Viverridés. Il est pourvu d'une aponévrose superficielle à un seul feuillet, mais très engainante antérieurement. L'aponévrose moyenne inférieure, puissante, s'incline nettement en haut et en avant. L'aponévrose moyenne supérieure s'oriente parallèlement à la précédente, ce qui est exceptionnel chez les Carnivores. Par les caractères du masséter, les Mouffettes se distinguent donc des Mustélinés, Mélinés et Mellivorinés. En revanche, le temporal, nettement bipenné avec une aponévrose de constitution complètement enfouie dans la masse charnue, présente la même texture que dans ces trois Sous-Familles. C'est d'ailleurs sans doute chez les Mephitinés, parmi tous les Carnivores, que la couche temporale superficielle atteint son maximum de développement. Cette conformation existe déjà chez le très jeune individu. Nous avons pu vérifier la présence de l'aponévrose intra-musculaire du temporal et son recouvrement intégral par des faisceaux charnus, chez un fœtus à terme de *Mephitis occidentalis* ainsi que chez deux *Conepatus* morts-nés (*Conepatus marpurito* et *Conepatus suffocans*) [1].

Lutrinae.

La musculature masticatrice des deux genres étudiés — *Lutra* et *Amblonyx* — s'écarte de ce que nous connaissons des autres Mustélidés, principalement par la morphologie du masséter, du temporal et du digastrique.

1. N'ayant pu disséquer d'adultes, nos observations sur le genre *Conepatus* se limitent à des morts-nés.

Source : MNHN, Paris

Lutra lutra.

Par rapport au Putois, le masséter et le ptérygoïdien médial de la Loutre subissent une forte réduction, contrairement au temporal et au digastrique qui s'accroissent sensiblement. La disproportion déjà signalée chez les Mustélidés précédents s'accuse davantage.

Le masséter s'allonge antéro-postérieurement (45 mm de long sur 25 mm de haut), ses fibres superficielles s'inclinant de 30° à 35° sur le plan d'occlusion centrée. La *pars reflexa* paraît moins importante que chez les Canidés, mais contourne le bord inférieur de la branche montante sans déborder toutefois sur le ptérygoïdien médial. Par suite de l'allongement du masséter et de la réduction de la *pars reflexa*, le ligament méato-angulaire tend à disparaître ; l'angle postéro-inférieur du muscle entre alors en contact avec le conduit auditif externe fibreux. Les fascicules de l'aponévrose moyenne inférieure, réduite à un seul feuillet, forment avec l'horizontale un angle de 45°, orientation nettement différente de la direction perpendiculaire donnée par SCHUMACHER (1961). L'aponévrose moyenne supérieure se signale par sa verticalité, sa faible extension antéro-postérieure et sa hauteur. La *pars anterior* du *masseter profundus*, bien délimitée et parallèle à la *pars posterior*, s'incline à 125°-130° sur le plan d'occlusion centrée. La *pars posterior* s'étend fort loin vers l'avant, jusqu'au bord antérieur du *masseter superficialis*.

Le zygomatico-mandibulaire acquiert un développement assez inhabituel et dessine une arche épaisse et régulière au-dessus de l'arcade zygomatique. Il se prolonge vers le bas en suivant le bord antérieur de la branche montante, puis atteint l'angle de la fosse massétérine.

Le temporal, de contour elliptique (85 mm de long sur 30 mm de haut), à grand axe postéro-antérieur incliné à 10°-15° sur le plan occlusal, s'épaissit fortement. Malgré leur volume, les deux temporaux n'entrent pas en contact sur la ligne sagittale, restant séparés l'un de l'autre par un large espace (10 mm en moyenne), ce qui contribue à donner à la tête de la Loutre son aspect surbaissé caractéristique. Dans ce cas, les règles d'harmonicité semblent satisfaites, les proportions céphaliques s'accordant avec les proportions corporelles [1]. La *pars orbitalis*, trapue, atteint la limite supérieure de la fosse pariéto-temporale et recouvre la moitié antérieure des couches musculaires profondes. Les rapports qu'entretiennent entre eux les faisceaux du temporal illustrent un type morphologique intermédiaire entre les Canidés et les autres Mustélidés.

Le ptérygoïdien médial est remarquable par sa fusion partielle avec le masséter, en arrière de la branche montante, et par ses rapports avec le mylo-hyoïdien ; ce dernier, étiré, est postérieurement recouvert par le masséter.

Le digastrique, puissant, décrit une courbe légèrement concave vers le haut et l'avant, dont la corde forme un angle de 170° avec le plan d'occlusion centrée. Il se termine sur le bord inférieur de la branche montante, au même niveau que le masséter et le ptérygoïdien médial (insertion beaucoup plus postérieure que chez la plupart des Fissipèdes). L'aponévrose fixe et la lame intermédiaire triangulaire se renforcent et se développent superficiellement.

Il ressort de ces observations que les directions moyennes du masséter, du temporal et du digastrique se rapprochent de celle du plan occlusal et, corrélativement, tendent à devenir parallèles entre elles.

Amblonyx cinerea.

Par sa petite taille corporelle et son régime malacophage — lequel s'assortit d'un fort développement et d'un aplanissement des couronnes des dents jugales — *Amblonyx cinerea* diffère de *Lutra lutra*. Néanmoins, les muscles masticateurs restent assez semblables dans ces deux espèces. Cependant, le *masseter superficialis* paraît relativement plus épais tandis que l'aponévrose moyenne inférieure, plus puissante, s'incline davantage vers l'avant. Les deux temporaux tendent à se rejoindre sur le faîte du crâne. Les proportions des divers faisceaux du temporal varient légèrement ; la *pars orbitalis*, plus large, recouvre nettement les couches profondes et fusionne avec le zygomatico-mandibulaire, lui-même très épaissi. La *pars temporalis* s'accroît tandis que le maxillo-mandibulaire s'individualise parfaitement. Les fibres de l'armature aponévrotique du ptérygoïdien médial (plus robuste que chez *Lutra*) se redressent sur le plan d'occlusion centrée.

1. Cela se retrouve chez les Otaries qui, comme les Lutrinés, sont douées de pléoclinie, de même que chez les Pinnipèdes, parfaitement adaptés à la vie aquatique, dont le port de tête est de type homalo-céphalique.

Source : MNHN, Paris

En définitive, les traits les plus remarquables présentés par la musculature masticatrice des Mustélidés peuvent se résumer ainsi :

— développement relatif considérable du temporal ;
— réduction relative du masséter et du ptérygoïdien médial ;
— très faible obliquité antéro-postérieure du masséter par rapport au plan d'occlusion centrée ;
— aponévrose massétérine superficielle unifasciculée, empiétant fort peu sur le maxillaire ;
— *pars reflexa* massétérine réduite au-dessous de la branche montante, mais développée en arrière ;
— aponévrose moyenne inférieure tendant à se réduire à un seul feuillet ;
— gracilité de la *pars anterior* du *masseter profundus* ;
— *pars posterior* du *masseter profundus* puissante et armée par une aponévrose profonde inférieure presque verticale ;
— direction moyenne du *masseter profundus* presque perpendiculaire au plan d'occlusion centrée ;
— réduction de la *pars orbitalis* du temporal ;
— faible développement de la couche superficielle de la *pars temporalis* ;
— horizontalité de la couche profonde de la *pars temporalis* ;
— direction nettement transversale des différentes lames tendineuses entrant dans la constitution de l'armature aponévrotique intra-musculaire du ptérygoïdien médial ;
— réduction du chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial ;
— développement des faisceaux charnus postérieurs du ptérygoïdien médial ;
— fusion, en arrière de la branche montante, du masséter superficiel et du ptérygoïdien médial.

4° PROCYONIDAE.

La musculature masticatrice offre des caractères très fluctuants au sein de la famille des Procyonidés. Les seuls traits que partagent les Fissipèdes rangés dans cette division systématique, assez artificielle, sont ceux que l'on retrouve chez tous les Fissipèdes. Les trois genres comparés — *Procyon*, *Nasua* et *Ailurus* — diffèrent autant entre eux qu'ils diffèrent des autres genres de l'Ordre.

Procyoninae.

Procyon lotor et *Procyon cancrivorus*.

Par sa forme et ses proportions, le masséter des Procyons rappelle celui des Caninés, notamment des Chacals. Le temporal, inséré sur une large surface, paraît moins bombé que chez les autres Fissipèdes. On n'observe pas la disproportion entre masséter, ptérygoïdien médial et temporal que nous avons signalée chez les Mustélidés. L'angle formé par la direction moyenne du temporal et celle du masséter, largement ouvert en arrière, avoisine 55°-60°. C'est dire que la tendance au parallélisme entre ces deux muscles, relevée chez les Mustélidés (et les Viverridés, voir plus loin) n'existe pas ici.

L'aponévrose massétérine superficielle comprend deux nappes. Nettement engainante, vers l'avant, elle s'étale en surface, donnant naissance à un plan tendineux épais et résistant dont les fibres forment un angle moyen de 45° avec le plan occlusal. Le *masseter superficialis*, assez semblable à celui des Canidés, s'en distingue par la moindre épaisseur de la *pars reflexa* [1] et surtout par l'accroissement des faisceaux antérieurs et pré-angulaires. L'aponévrose moyenne inférieure, bien différenciée, est constituée de fibres dressées à 80° vers l'avant et à 90°-95° vers l'arrière, par rapport à l'horizontale. Le *masseter intermedius*, aux fascicules verticaux, est doté d'une aponévrose moyenne supérieure plane dont les fibres sont nettement plus longues dans la moitié postérieure que dans la moitié antérieure. Le *masseter profundus*, *pars anterior* se réduit à une petite houppette tendineuse. En revanche, la *pars posterior* est bien individualisée ; l'aponévrose profonde inférieure, extrêmement puissante, constituée de fibres rigoureusement parallèles, s'incline à 120° sur le plan d'occlusion centrée ; elle se réfléchit dans sa partie postérieure et engaine ainsi les fascicules charnus sous-jacents ; l'aponévrose profonde

1. Cette réduction est surtout marquée au-dessous de la branche montante ; en arrière de cette dernière, l'épaisseur de la *pars reflexa* est comparable à celle des Canidés.

Source : MNHN, Paris

supérieure, parallèle à la précédente, aux fibres régulièrement divergentes, émet, vers l'intérieur, un feuillet perpendiculaire qui s'insinue au sein des faisceaux charnus les plus profonds du masséter (caractère d'Ursidés).

Le temporal, nettement bipenné, possède une couche superficielle épaisse ne laissant à découvert qu'une zone très limitée de la couche profonde (1 cm² environ dans l'angle postéro-inférieur du musele). La *pars orbitalis* se réduit sensiblement. L'aponévrose intra-musculaire rappelle celle des Ursidés (particulièrement *Selenarctos*) mais se réfléchit antérieurement comme chez les Canidés.

Le ptérygoïdien médial diffère de celui des Canidés par la robustesse de l'armature aponévrotique intra-musculaire et par son orientation plus transversale. Sa face inférieure tend à devenir horizontale.

Le digastrique, trapu, de section presque circulaire, ne s'étend pas très loin vers l'avant. Son attache sur la mandibule ne dépasse pas la limite des branches horizontale et verticale.

Nasua rufa et *Nasua narica.*

Moyennement bombé, le masséter des Coatis tend à équilibrer ses dimensions (42 mm de longueur sur 40 mm de hauteur en moyenne) et ne subit aucune réduction en comparaison du temporal. Le *masseter superficialis, lamina prima* possède une aponévrose superficielle robuste mais à un seul feuillet. Les fibres tendineuses s'inclinent, ne formant plus qu'un angle de 30° avec le plan d'occlusion centrée. Les faisceaux charnus superficiels contournent la mandibule, mais la *pars reflexa* se termine sur le bord inférieur de la branche montante, aplani et élargi à ce niveau. Ils n'empiètent pas sur le ptérygoïdien médial et s'affinent postérieurement. Par contre, les faisceaux antérieurs et pré-angulaires s'accroissent sensiblement et s'étalent largement sur la face externe de la branche montante. Le *masseter superficialis, lamina secunda* présente une aponévrose moyenne inférieure épaisse à deux feuillets. Les fibres du feuillet externe s'inclinent à 45° sur le plan occlusal, tandis que celles du feuillet interne, beaucoup plus courtes, se dressent verticalement. Un troisième feuillet, à fibres perpendiculaires au plan d'occlusion centrée, se dessine timidement à proximité de l'apophyse angulaire. Le *masseter intermedius*, fort discret, se reconnaît à peine. L'aponévrose moyenne supérieure se trouve reléguée vers l'arrière et se réduit à un simple rectangle fibreux de 5 mm de long sur 7 à 10 mm de haut. Contrairement au faisceau précédent, le *masseter profundus* paraît bien différencié, quoique peu volumineux. La *pars anterior* se dissocie en un peigne tendineux se prolongeant par des faisceaux charnus enchevêtrés. La *pars posterior* est revêtue d'une aponévrose profonde inférieure dont les fibres s'orientent à peu près perpendiculairement au plan occlusal (80° pour les fibres antérieures ; 90° à 95° pour les intermédiaires ; 105° à 110° pour les postérieures). L'aponévrose profonde supérieure, en forme d'aigrette, s'incline à 120°-130° vers l'arrière sur l'horizontale.

Le temporal, presque isodiamétrique (65 mm de longueur pour 55 à 60 mm de hauteur), paraît plus trapu et globuleux que chez les autres Fissipèdes. Sa direction moyenne, nettement oblique, ne forme qu'un angle de 110°-120° avec le plan occlusal. La couche charnue superficielle recouvre intégralement la couche profonde. L'aponévrose intra-musculaire ne voit le jour à aucun niveau. La *pars orbitalis* devient relativement grêle. La partie antérieure de l'aponévrose de constitution se réfléchit faiblement ce qui entraîne la fusion de la couche profonde de la *pars temporalis* et de la *pars orbitalis*. Les fibres du tendon du temporal se divisent en trois groupes : antérieur — perpendiculaire au plan d'occlusion centrée — intermédiaire — incliné à 110° vers l'arrière — et postérieur — orienté à 120°-130° —. Les faisceaux musculo-aponévrotiques temporaux deviennent, par conséquent, plus verticaux chez les Coatis que chez tous les autres Carnivores. Par leur morphologie générale, ces deux muscles rappellent singulièrement ceux des Primates. D'ailleurs, s'ils s'implantent dans leur moitié postérieure de part et d'autre de la crête sagittale, ils restent distants dans leur moitié antérieure [1].

Les faisceaux du ptérygoïdien médial se groupent en une couche charnue parallèle au plan d'occlusion centrée. L'aponévrose recouvrante, mince et dissociée en une série de lamelles triangulaires, se reconnaît difficilement. Elle s'insère relativement haut sur la face interne de la branche montante. Les fibres deviennent nettement transversales.

L'architecture du ptérygoïdien médial demeure la même que chez les Canidés mais ses proportions se modifient par suite de la réduction et surtout de l'horizontalité du faisceau sous-orbitaire. Les fibres ptérygoïdiennes tendent ainsi à devenir transversales, ce qui paraît en corrélation avec la migration vers le haut de l'aire d'insertion mobile, laquelle se place en regard de l'attache cranio-faciale. En même temps, se produit une diminution du diamètre antéro-postérieur du corps musculaire.

1. Fait exceptionnel chez les Mammifères.

Source : MNHN, Paris

Le ptérygoïdien latéral diffère de celui des Canidés par son orientation plus transversale et sa forme effilée (particulièrement au niveau de l'attache condylienne).

L'insertion mandibulaire du digastrique, très en retrait, ne franchit pas la limite des deux moitiés antérieure et postérieure de la branche montante (comme chez *Procyon lotor* et *Procyon cancrivorus*).

Ailurinae.

Ailurus fulgens.

On retrouve chez le petit Panda le schéma général d'organisation de la musculature masticatrice décrit chez le Chien. Cependant, par un grand nombre de caractères, la musculature se singularise chez cette espèce et diffère de celle de tous les autres Carnivores, y compris les Procyoninés, appartenant à la même Famille.

Le masséter s'étire en hauteur et devient absolument plat, contrairement à ce que l'on observe chez la plupart des Fissipèdes. Le *masseter superficialis*, *lamina prima* se divise en deux portions, supérieure et inférieure. La portion supérieure, en forme de triangle curviligne, présente un bord zygomatique (40 mm de longueur) concave vers le bas, un bord antérieur (35 mm) rectiligne, oblique en bas et en arrière, et un bord postérieur (15 mm), orienté d'avant en arrière et de bas en haut. Le triangle musculaire est en grande partie recouvert par une aponévrose à fibres dirigées vers le bas et l'arrière, correspondant à la lame supérieure de l'aponévrose superficielle des Canidés. La portion inférieure, presque horizontale, forme un angle de 10° avec le plan d'occlusion centrée. Les fibres tendineuses qui la revêtent constituent la seconde lame de l'aponévrose superficielle. Ce penne membraneux, non réfléchi, n'engaine pas le corps charnu et ne participe pas à la formation du bord antérieur du masséter.

On retrouve les différents faisceaux musculaires antérieurs, préangulaires, angulaires et sus-angulaires du masséter du Chien, mais ici, les faisceaux antérieurs s'accroissent considérablement. Du fait de leur direction presque horizontale, les faisceaux superficiels laissent apparaître, en bas et en avant, la *pars posterior* du *masseter profundus*, ce qui est tout à fait inhabituel. Tout se passe comme si le chef superficiel avait subi une migration vers le haut et l'arrière, le faisceau profond restant en place. La *pars reflexa*, assez discrète, empiète très peu sur le ptérygoïdien médial ; une aponévrose hélicoïde sous-mandibulaire l'arme en profondeur. Le *masseter superficialis*, *lamina secunda* est pourvu d'une aponévrose moyenne à trois feuillets. La lame tendineuse externe, qui s'implante sur le bord inférieur tranchant de l'apophyse angulaire, se dissocie en une suite de petits tendons en flammes. La lame moyenne, épaisse, s'ancre sur la crête diagonale bien dessinée et très proche de la fosse massétérine. Les fibres de ces deux premiers feuillets se portent en haut et en avant et s'inclinent à 40°-45° sur le plan occlusal. La lame interne s'étale largement tout en rayonnant vers le haut ; les fibres postérieures se dirigent obliquement vers l'arrière, les moyennes se dressent verticalement et les antérieures se portent vers l'avant parallèlement à celles des feuillets externe et moyen. Le *masseter intermedius*, étiré en hauteur, devient presque perpendiculaire au plan d'occlusion centrée. La *pars anterior* du *masseter profundus* ne s'individualise pas. Par contre, le chef « inconstant », que nous avons signalé chez le Chien domestique, s'épanouit et constitue un faisceau vertical renforcé par deux rubans tendineux supérieur et inférieur, reliant directement le tubercule postérieur de la crête diagonale à un mamelon osseux situé sur la face externe de l'apophyse zygomatique. La *pars posterior* du *masseter profundus* présente les mêmes propriétés que chez les Canidés ; elle se singularise toutefois par son allongement dans le sens vertical.

Le temporal et le ptérygoïdien latéral ressemblent à ceux des Canidés tandis que le ptérygoïdien médial rappelle celui des Ursidés. L'allongement des faisceaux charnus ptérygoïdiens dans le sens de la hauteur, ainsi que la verticalité des tendons et aponévroses de constitution est en rapport avec la coudure très prononcée de la mandibule, d'une part, la surélévation de la branche montante, d'autre part. Ces particularités sont à rapprocher de celles rencontrées chez le grand Panda (Davis, 1964).

5° FELIDAE.

Il est facile de retrouver chez les Félidés les divers constituants de la musculature masticatrice des Canidés. Les différences entre les deux familles portent principalement sur les proportions des faisceaux contractiles et l'orientation, par rapport aux plans sagittal et horizontal, des tendons et aponévroses de constitution. Cependant, tandis que les genres et espèces appartenant aux Canidés, Ursidés, Mustélidés et Procyonidés montrent une grande variabilité, les Félidés se ressemblent étroitement.

Source : MNHN, Paris

L'étude de la musculature masticatrice chez l'un d'entre eux, fournit les renseignements essentiels sur tous les membres de la Famille. Du point de vue myologique, cette division systématique se montre donc très homogène. Néanmoins, les espèces de petite taille corporelle se distinguent des grands Félins par la simplification de l'architecture des muscles masticateurs. Les espèces de taille moyenne — Lynx, Serval, Ocelot, Panthère noire — présentent, à cet égard, des caractères de transition. Par ailleurs, le Guépard se singularise par les proportions et les rapports de certains faisceaux charnus (notamment au niveau du temporal) et par la gracilité de sa musculature masticatrice. Les différences précédentes n'altèrent en aucune façon le schéma général d'organisation musculaire; aussi donnerons-nous une description commune pour l'ensemble des Félidés. Nous étudierons plus particulièrement les grands Félins (Lion et Tigre) tout en mentionnant au passage les caractères propres au Guépard et aux espèces de taille moyenne ou petite.

Masséter.

Chez les Félidés, le masséter, nettement plus bombé et trapu que chez les Canidés, contribue à donner à la tête son aspect globuleux caractéristique.

Masseter superficialis.

Chez les grands Félins, l'aponévrose massétérine superficielle se divise toujours en deux lames supérieure et inférieure bien distinctes. La lame supérieure s'attache fermement sur la crête longitudinale de la face externe du malaire. A partir de cette origine, les fibres tendineuses se portent d'autant plus obliquement vers le bas et l'arrière qu'elles sont plus postérieures. Après un parcours de 1 à 2 cm, elles s'infléchissent et deviennent pratiquement horizontales. Elles décrivent ainsi une série de courbes à concavité regardant en haut et en arrière, véritables répliques inversées de la ligne d'insertion zygomatique. La lame inférieure est munie d'un fort tendon d'origine, solidement fixé au maxillaire et beaucoup plus épais que celui des Canidés. Il s'agit-là d'une lame épaisse donnant naissance à tous les fascicules aponévrotiques de la lame inférieure : fascicules supérieurs, parallèles au plan d'occlusion centrée; moyens, obliques en arrière et en bas (formant un angle de 20° avec l'horizontale); antérieurs, inclinés à 45° vers le haut et l'avant.

Les lames tendineuses supérieure et inférieure se rejoignent partiellement, le bord inférieur de la nappe supérieure et le bord supérieur de la nappe inférieure se juxtaposant sur les deux tiers de leur longueur. Il est cependant facile de les distinguer car elles demeurent toujours séparées antérieurement où apparaît, en surface, un triangle charnu. Cette dualité de l'aponévrose superficielle du masséter est un caractère assez constant chez les Félidés. La fusion des deux lames s'observe exceptionnellement chez les espèces de taille réduite (Chat). Le masséter superficiel se signale également par la robustesse de son armature aponévrotique mobile. Une petite lame tendineuse insérée sur la crête inférieure de l'apophyse angulaire ainsi que sur le sommet gonial figure l'aponévrose hélicoïde sous-mandibulaire des Canidés. Elle fusionne en grande partie avec la lamelle externe de l'aponévrose moyenne inférieure, ainsi qu'avec les trousseaux fibreux ancrés sur la marge supéro-externe de l'apophyse angulaire.

L'ensemble compose une manière de touffe tendineuse, particulièrement dense chez les espèces de grande taille (Lion, Tigre et Panthère), plus discrète et réduite à un simple peigne fibreux chez les espèces de taille moyenne (Serval, Lynx et Guépard), généralement absente chez le Chat.

Le feuillet intermédiaire de l'aponévrose moyenne inférieure se renforce et devient relativement plus large et épais que chez les Canidés. Ses longues fibres rectilignes se dirigent obliquement en haut et en avant, suivant un angle voisin de 70° avec le plan d'occlusion centrée. Le Guépard se distingue cependant de tous les autres Félidés par l'orientation verticale des fibres aponévrotiques; dans ces conditions, le masséter accroît sensiblement sa puissance élévatrice ; cela peut surprendre étant donnée la gracilité de la musculature chez ce Félin ; nous verrons plus loin que cette augmentation de l'efficacité massétérine est loin de compenser la réduction observée au niveau du temporal.

La lame profonde de l'aponévrose moyenne inférieure paraît relativement faible et se dissocie en une suite de lamelles séparées par de profondes fissures. Ce feuillet donne insertion, par sa face externe, aux fibres charnues les plus profondes du masséter superficiel, mais n'entre aucunement en rapport avec les couches internes dont il demeure séparé par une pellicule de tissu celluleux.

L'une des principales différences entre Félidés et Canidés apparaît au niveau de la couche charnue externe. La *pars reflexa* représente plus du tiers du volume du masséter. Non seulement elle sous-tend le bord inférieur de la branche montante, mais contourne aussi son bord postérieur, soutenant ainsi la mandibule et s'opposant à son recul. La portion réfléchie rétro-mandibulaire du masséter s'immisce assez

Source : MNHN, Paris

profondément au sein même du ptérygoïdien médial. Toute séparation tranchée entre les deux muscles en arrière de l'apophyse angulaire, devient artificielle. L'apophyse se trouve donc complètement enfouie au sein de la masse charnue ptérygo-massétérine. Cet accroissement très sensible de la substance contractile au niveau de l'angle postéro-inférieur du muscle s'assortit de remaniements structuraux importants. Le ligament méato-angulaire s'épaissit fortement et acquiert son maximum de développement. Les fibres charnues et aponévrotiques massétérines et ptérygoïdiennes s'interpénètrent en arrière de la branche montante pour donner naissance à une longue cravate hélicoïde qui relie la tubérosité du maxillaire à la lame naso-pharyngienne, après réflexion autour de l'angle de la mandibule. Il s'agit là d'une incontestable spécialisation entraînant la solidarisation partielle des muscles masséter et ptérygoïdien médial. Chez les Félidés, le feuillet médian de l'aponévrose moyenne inférieure se fixe sur la crête diagonale très accusée, s'étendant du gonion au bord antérieur de la branche montante. Cette crête comprend un tiers postérieur tranchant, situé sur la face externe du procès angulaire, dirigé en avant et légèrement en haut ; un tiers moyen, plus épais, au niveau duquel la crête rugueuse s'oriente parallèlement au plan d'occlusion centrée ; un tiers antérieur mousse, légèrement imprimé sur la corticale, se raccordant au bord inférieur de la fosse massétérine. A partir de cette arête d'insertion, les fibres aponévrotiques se portent en haut, légèrement en avant et en dehors. Dans le sens antéro-postérieur, elles forment un angle voisin de 90° avec le plan occlusal ; seul, le Guépard, présente une valeur

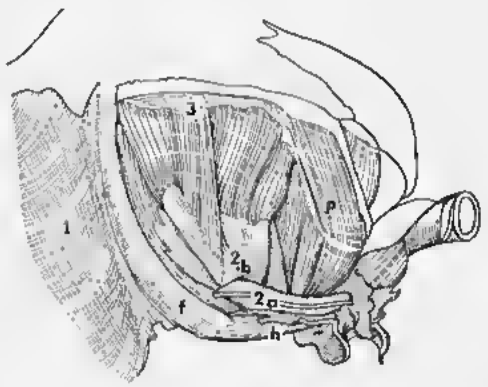


FIG. 28. — *Dissection du masséter superficiel chez le Lion.* 1, aponévrose superficielle réclinée vers l'avant. 2*a*, lamelle antéro-externe de l'aponévrose moyenne inférieure ; 2*b*, lamelle intermédiaire ; 3, aponévrose moyenne supérieure ; *f*, faisceaux massétérins antérieurs ; *h*, aponévrose hélicoïde ; *p*, penne fibreux supplémentaire (innominé).

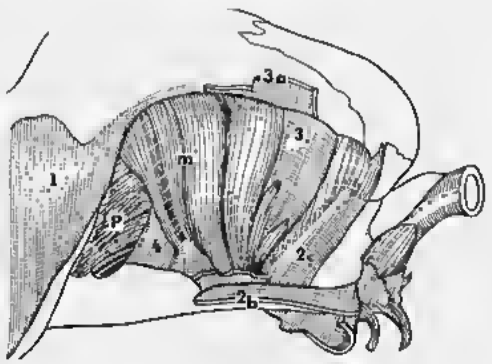


FIG. 29. — *Dissection du masséter moyen chez le Lion.* 1, aponévrose superficielle réclinée vers l'avant ; 2*b*, lamelle intermédiaire de l'aponévrose moyenne inférieure ; 2*c*, lamelle postéro-interne de l'aponévrose moyenne inférieure ; 3*a*, aponévrose moyenne supérieure ; 3, lamelle aponévrotique moyenne supérieure supplémentaire ; 4, tendon d'insertion mandibulaire de la *pars anterior* du *masseter profundus* fusionné avec l'aponévrose profonde inférieure ; *p.m*, *maxillo-mandibularis*. (Le *masseter superficialis* et le digastrique sont réséqués).

angulaire plus faible, la direction moyenne des fibres coïncidant avec la bissectrice de l'angle formé par l'aponévrose superficielle et la perpendiculaire au plan d'occlusion centrée. Transversalement, les fibres s'inclinent de dedans en dehors, à 30° en moyenne par rapport au plan sagittal médian. Par conséquent, chez les Félins, en même temps que le masséter superficiel augmente de volume, ses fibres se rapprochent de la verticale. Ces deux facteurs concourent à accroître la force élévatrice massétérine dans les conditions de travail statique (contraction en régime isométrique, les mâchoires étant énergiquement serrées). Un tel accroissement d'efficacité des faisceaux élévateurs n'implique nullement la réduction des mouvements de latéralité. En effet, la *pars reflexa* massétérine, qui « saisit » la branche montante à la fois par ses bords inférieur et postérieur, peut toujours solliciter la mandibule vers l'extérieur en lui imprimant des mouvements de « godille », d'autant plus que l'aponévrose moyenne inférieure ne se fixe pas sur la crête diagonale, mais à la base de son versant inférieur ; cela facilite les mouvements mandibulaires de latéralité [1].

Au cours de la dissection du masséter, chez la majorité des Félidés, le rabattement du feuillet médian de l'aponévrose moyenne inférieure ne permet pas de récliner sa portion antérieure solidaire

1. La direction plus transversale des ptérygoïdiens médial et latéral ainsi que l'asymétrie de l'insertion mandibulaire du digastrique et de la *pars temporalis* entraînent les mêmes conséquences.

Source : MNHN, Paris

de la lamelle externe (provenant de la division de la portion postérieure du feuillet médian). Au cours de cette opération, la lamelle interne reste en place. Une telle disposition est parfaitement figurée chez le Guépard.

Masseter intermedius (Fig. 28 et 29).

Le chef moyen du masséter diffère peu de celui des Canidés. L'aponévrose moyenne supérieure, épaisse, comprend de longues fibres rectilignes parallèles entre elles et pratiquement perpendiculaires au plan d'occlusion centrée. Chez le Lion et le Tigre, cette aponévrose de constitution se dédouble en feuillets externe et interne. La nappe charnue moyenne présente les mêmes rapports que chez les Canidés mais occupe une situation plus postérieure.

Masseter profundus.

La *pars anterior* paraît moins bien individualisée que chez les Canidés. Le tendon d'insertion mandibulaire fusionne avec l'aponévrose profonde inférieure. De nombreuses fibres charnues le relient au bord inférieur de l'arcade zygomatique, à proximité de l'aponévrose moyenne supérieure. De verticale chez les Canidés, la *pars anterior* devient donc oblique d'avant en arrière et de bas en haut et tend à s'orienter parallèlement à la *pars posterior* [1].

La *pars posterior*, volumineuse, s'incline davantage que chez les Canidés par rapport à l'horizontale ; elle forme un angle toujours supérieur à 120° avec le plan d'occlusion centrée. Deux tendons plats, les aponévroses profondes inférieure et supérieure, extrêmement puissants, la renforcent. L'aponévrose profonde inférieure s'insère sur la mandibule, de la même manière que chez les Canidés, mais se scinde en deux plans tendineux : le premier, formé de fibres orientées en arrière et très légèrement vers le haut ; le second, de fibres inclinées en haut et vers l'arrière. Elles tissent, en s'entremêlant, une toile aponévrotique quadrillée à mailles losangiques régulières ; elles ne recouvrent pas l'angle antéro-inférieur du chef massétérin profond, laissant apparaître les faisceaux charnus à ce niveau. L'aponévrose profonde supérieure se signale par sa robustesse; par les profondes fissures qui la découpent en longs rubans sur les deux-tiers et parfois les trois-quarts de sa longueur; par l'allongement de ses fibres qui atteignent presque les bords de la fosse massétérine ; enfin et surtout, par sa très nette obliquité. Ce dernier caractère, très important du point de vue fonctionnel, correspond à une diminution sensible de la composante élévatrice de la force déployée par le *masseter profundus* mais, en même temps, à un accroissement de sa composante tangentielle.

On retrouve enfin constamment chez les Félidés de grande taille, en dedans de l'aponévrose profonde supérieure, une lamelle tendineuse en flammes qui arme la couche charnue la plus interne du masséter. Inconstante chez les Félins de taille moyenne (Serval, Guépard, Panthère noire), nous ne l'avons jamais rencontrée chez le Lynx ou chez le Chat.

Le masséter profond, qui présente les mêmes rapports squelettiques que chez les Canidés, se fixe également sur le ménisque de l'articulation temporo-mandibulaire, par l'intermédiaire de la capsule (elle-même soudée au disque à ce niveau).

Maxillo-mandibulaire et zygomatico-mandibulaire.

Le maxillo-mandibulaire et le zygomatico-mandibulaire diffèrent peu de ceux des Canidés. Cependant, le zygomatico-mandibulaire s'accroît sensiblement en longueur en même temps qu'il s'épaissit. Une lame tendineuse bien individualisée le limite intérieurement ; elle s'attache au sommet de l'apophyse coronoïde, se soudant à ce niveau à l'aponévrose intra-musculaire du temporal. Plus haut, ces deux tendons plats s'accolent mais il est toujours facile de les séparer à l'aide d'une pointe mousse. Quelques faisceaux aponévrotiques s'observent également à proximité de l'attache crânienne du zygomatico-mandibulaire.

Temporal.

L'aponévrose temporale superficielle acquiert une grande solidité chez les Félidés, tout en conservant sa souplesse. Deux haubans tendineux entrecroisés la renforcent : l'un, fermement attaché à l'angle

1. La *pars anterior* du *masseter profundus* se plaque ainsi contre la *pars posterior* chez les Félidés, tandis qu'elle la surcroise chez les Canidés. Ce changement d'orientation n'est peut-être pas sans rapport avec la tendance à la fusion de ces deux portions, ce qui viendrait à l'appui des interprétations de Romignot et Anthony relatives à l'agrégation des faisceaux juxtaposés dirigés parallèlement.

Source : MNHN, Paris

postéro-supérieur de la fosse pariéto-temporale (occiput) se porte diagonalement, tout en s'épanouissant vers le bas et vers l'avant ; l'autre, relie directement la crête sagittale au bord supérieur de l'arcade zygomatique.

La *pars orbitalis*, représentant la moitié antérieure du muscle, adhère fortement à l'aponévrose d'enveloppe. Elle recouvre partiellement la *pars temporalis*. Les fibres charnues se groupent en un corps conique rétro-orbitaire presque vertical et beaucoup plus trapu que chez les Canidés. Les fascicules musculaires se terminent sur le bord antérieur de l'apophyse coronoïde, du sommet coronoïdien au trigone rétro-molaire. Ils constituent un chef volumineux qui double intérieurement les muscles maxillo- et zygomatico-mandibulaires, véritable élévateur de la mâchoire inférieure. Ils se prolongent en bas jusqu'à l'attache du buccinateur, après avoir surcroisé le ptérygoïdien médial.

La *pars temporalis* apparaît immédiatement en arrière de la *pars orbitalis* et au-dessus de la portion supra-zygomatique du zygomatico-mandibulaire. Armée par une puissante aponévrose intra-musculaire, elle comprend deux couches charnues en grande partie fusionnées. La couche externe, peu épaisse, groupe un ensemble de fascicules rayonnant tout autour de l'aponévrose de constitution, mais ne la recouvrant pas intégralement; par suite, une surface centrale de contour elliptique demeure libre de toute attache. Chez les Félidés de taille moyenne, la couche externe se montre encore plus faible. Elle n'empiète que très légèrement sur l'aponévrose intra-musculaire, chez les petits Félins.

La couche interne atteint, en revanche, une épaisseur exceptionnelle et représente au moins les deux-tiers du volume du temporal. Les fibres charnues relient directement la face profonde de l'aponévrose de constitution à la fosse pariéto-temporale. Son attache descend très loin sur la face interne de l'apophyse coronoïde qu'elle peut non seulement tirer vers le haut et vers l'arrière mais aussi solliciter en dedans. Quoiqu'elle demeure toujours en avant de l'orifice du canal dentaire, elle entre parfois en contact avec le mylo-hyoïdien.

La couche interne paraît relativement plus puissante chez les petits que chez les grands Félins; son épaississement compense, dans une certaine mesure, la réduction de la couche superficielle.

Chez le Guépard, deux particularités méritent d'être signalées : les temporaux, minces et plats, possèdent une aire d'insertion crânienne relativement réduite; tout se passe comme si le crâne s'étant surélevé, chez cette espèce, les deux muscles n'avaient pas suivi cet accroissement en hauteur et, bien au contraire, avaient glissé vers le bas, libérant du même coup le faîte de la calotte crânienne ; cette disposition, rencontrée habituellement chez des Mammifères qui n'affirment pas la fonction sectoriale (de nombreux Primates et l'Homme actuel, en particulier), est tout à fait inattendue chez un Carnivore.

Chez les Félidés, à l'exception du Guépard, une série de points, très importants en Physiologie, tendent à s'aligner parallèlement au plan occlusal : le point postérieur de l'insertion crânienne de la *pars temporalis ;* la gouttière formée par le versant supérieur de la racine transverse de l'apophyse zygomatique du temporal (dans laquelle coulissent les fibres horizontales du *zygomatico-mandibularis* et de la *pars temporalis*) ; le point inférieur de l'attache coronoïdienne du chef profond du temporal ; l'insertion rétro-molaire de la *pars orbitalis ;* la tubérosité maxillaire sur laquelle s'ancre le trousseau fibreux de l'armature aponévrotique du masséter superficiel (tendon de Zlabek) ; les sommets du triangle d'occlusion ; enfin, le centre des facettes d'abrasion des canines. Cet alignement remarquable traduit la spécialisation très poussée de l'appareil masticateur des Félidés. Elle explique que le temporal agisse perpendiculairement aux rayons reliant le centre articulaire de rotation aux divers points d'insertion mobiles des faisceaux musculaires. Ainsi, le temporal saisit l'apophyse coronoïde tangentiellement par sa *pars temporalis* et normalement par sa *pars orbitalis*, lesquelles, compte tenu de l'emplacement de l'axe hicondylien situé au centre de convergence des rayons tangents à ces deux directions, projettent énergiquement le corps mandibulaire vers le haut.

Ptérygoïdien médial.

Le ptérygoïdien médial prend naissance sur les mêmes os du crâne et de la face que chez les Canidés. L'aire d'insertion est constituée, dans ses deux tiers antérieurs, par la lame verticale du palatin et, dans son tiers postérieur, par l'apophyse ptérygoïde doublée intérieurement par l'os ptérygoïdien. L'attache atteint vers l'arrière la paroi antérieure de la bulle tympanique.

Dans son ensemble, le ptérygoïdien médial forme une masse trapézoïdale à petite base mandibulaire inféro-externe et grande base cranio-faciale supéro-interne. Le corps musculaire se montre plus réduit que chez les Canidés. Tandis que le complexe temporo-massétérin accroît sa puissance, le ptérygoïdien médial s'affaiblit.

D'autre part, tout en conservant les mêmes rapports squelettiques que chez les Canidés, le muscle

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

ne présente ni les mêmes proportions ni la même orientation. Son diamètre antéro-postérieur et son épaisseur diminuent sensiblement, alors que sa hauteur garde une valeur constante. Ce remaniement semble en corrélation avec la réduction du massif facial. Les fibres ptérygoïdiennes divergent, corrélativement, beaucoup moins à partir de l'apophyse angulaire que chez le Chien et se portent plus franchement de dehors en dedans. A ces modifications d'ensemble s'ajoutent deux remaniements structuraux. Le chef rétro-orbitaire subit un accroissement relatif, au détriment des faisceaux postérieurs. La masse charnue se développe en arrière de la branche montante, ses fibres se mêlant intimement à celles de la *pars reflexa* massétérine. Ces particularités mises à part, tous les caractères des Canidés, notamment ceux relatifs au plan d'organisation des éléments de l'armature aponévrotique et à l'architecture des faisceaux charnus, se retrouvent chez les Félidés.

Ptérygoïdien latéral.

Le ptérygoïdien latéral a été jusqu'à présent très diversement interprété. Pour Straus-Durckheim il fusionnerait avec le ptérygoïdien médial; pour Chauveau, Arloing et Lesbre, il ferait défaut, tandis que Hovelacque et Virenque lui reconnaissent une parfaite autonomie et le divisent en deux faisceaux distincts [1]. Au cours des dissections effectuées sur la plupart des genres et espèces de la Famille, le ptérygoïdien latéral nous est apparu constamment : indépendant, unifasciculé et parfaitement séparé du ptérygoïdien médial.

Tronconique, à petite base mandibulaire et grande base ptérygoïdienne, ce muscle prend origine dans la fossette externe de l'apophyse ptérygoïde, l'insertion fixe étant encadrée par celle du ptérygoïdien médial. Ces rapports musculo-squelettiques ont laissé croire, soit à son absence, soit à sa fusion avec son homonyme médial.

Le ptérygoïdien latéral, construit suivant un patron semblable à celui des Canidés, se dirige cependant plus transversalement. Chez les grands Félins, les fascicules charnus, au lieu d'être prismatiques, décrivent un trajet hélicé. Le corps musculaire qu'ils composent prend ainsi l'aspect d'un câble dont chaque filin torsadé représente un faisceau élémentaire. Cette texture témoigne en faveur du rôle d'accommodation que nous lui reconnaîtrons en Anatomie fonctionnelle; il peut ainsi agir avec une grande souplesse, non seulement sur le condyle mandibulaire, mais aussi sur le ménisque de l'articulation temporo-mandibulaire qu'il attire d'un mouvement régulier, sans saccades ni heurts.

Le corps charnu du ptérygoïdien latéral se termine sur la face interne de l'apophyse condylienne, débordant légèrement vers l'avant, au-dessous de l'échancrure sigmoïde.

Digastrique.

Le digastrique s'accroît sensiblement en épaisseur et en longueur chez les Félidés. A partir de son origine sur l'apophyse paroccipitale, il décrit un arc régulier à grand rayon de courbure, légèrement concave vers le haut et l'avant. Au cours de son trajet, il se plaque sous la sangle ptérygoïdo-massétérine et la *pars reflexa*, puis gagne le bord inférieur du corps mandibulaire. A ce niveau, il se déprime en gouttière, débordant largement sur les deux faces, externe et interne, de ce dernier. Sa terminaison, asymétrique, empiète davantage en dedans qu'en dehors, ce qui permet au muscle, non seulement d'abaisser la mâchoire inférieure mais également de lui imprimer un léger mouvement de rotation autour de son axe longitudinal. L'insertion se prolonge jusqu'à la symphyse mandibulaire.

Le digastrique des Félidés possède, dans ses grandes lignes, la même architecture que celui des Canidés. Cependant, quelques différences intéressantes se remarquent au niveau de l'armature aponévrotique. L'aponévrose fixe, très réduite, est formée (principalement chez le Tigre et le Lion) par un demi-manchon ténu dont les fibres courtes et inégales ne dépassent pas 1 cm à 1 cm ½ de longueur. Elle se dissocie chez le Serval, le Lynx et le Guépard, et disparaît fréquemment chez le Chat. Le muscle s'insère alors par un mélange de fibres charnues et tendineuses sur l'apophyse paroccipitale. L'aponévrose mobile se réduit également et tend à se découper en petites flammes tendineuses, le digastrique se terminant sur le corps mandibulaire directement par des fibres charnues. Tandis que les tendons proximal et distal régressent, les formations aponévrotiques intermédiaires s'affirment et se regroupent. Le tendon hélicoïde s'épaissit, s'allonge et s'élargit, tout en accusant sa torsion autour du grand axe du muscle. Il apparaît ainsi sur les faces inférieure, profonde et supérieure. La pale antérieure pénètre au sein de la masse charnue, armant intérieurement la moitié distale du muscle, alors que la pale postérieure s'épanouit sur le versant inférieur du tiers proximal. Le tendon hélicoïde acquiert son maximum

1. Ces diverses opinions contradictoires ont été proposées dans le cas particulier du Chat domestique.

Source : MNHN, Paris

d'épaisseur dans la zone d'inflexion où se raccordent les deux pales. L'aponévrose intermédiaire profonde des Canidés n'est plus reconnaissable chez les Félidés ; elle fusionne, en effet, avec le tendon hélicoïde et participe ainsi au renforcement de l'armature intra-musculaire. L'intersection tendineuse superficielle enfin, ne circonscrit pas complètement le digastrique et ne s'observe que sur les faces externe et inférieure, juste à proximité du stylo-hyoïdien. Elle pénètre à l'intérieur de la masse charnue et émet vers l'avant un prolongement aliforme soudé à la pale antérieure du tendon hélicoïde. Elle intercepte donc quelques fascicules charnus mais ne divise jamais — même chez le Tigre où elle atteint son développement maximal — le digastrique en deux ventres antérieur et postérieur. Elle fait souvent défaut chez les espèces de taille moyenne ou petite.

Le digastrique des Félidés se singularise également par l'épaississement des portions charnues, notamment vers l'avant. Les faisceaux contractiles conservent toutefois les mêmes rapports avec le squelette et les constituants de l'armature aponévrotique que chez les Canidés.

En résumé, les caractères les plus remarquables présentés par la musculature masticatrice des Félidés sont les suivants :

— épaississement de l'aponévrose massétérine superficielle, fréquemment divisée en deux lames supérieure et inférieure ;
— renforcement de la *pars reflexa* qui enveloppe complètement l'angle mandibulaire ;
— inclinaison vers l'avant des fibres massétérines superficielles ;
— interpénétration des fibres massétérines et ptérygoïdiennes en arrière de la branche montante (constitution d'une sangle ptérygoïdo-massétérine) ;
— regroupement des fibres de l'aponévrose moyenne inférieure, trifasciculée et de structure complexe ;
— *masseter intermedius* perpendiculaire au plan d'occlusion centrée ;
— régression de la *pars anterior* du *masseter profundus ;*
— accroissement et inclinaison vers l'arrière de la *pars posterior* du *masseter profundus ;*
— aponévrose profonde inférieure divisée en deux plans aux fibres entrecroisées ;
— aponévrose profonde supérieure très robuste et fortement oblique vers l'arrière ;
— épaississement et allongement du zygomatico-mandibulaire ;
— développement de l'aponévrose temporale superficielle, renforcée par deux haubans fibreux tendus respectivement entre l'inion et le malaire et entre la crête sagittale et l'arcade zygomatique ;
— renforcement et redressement de la *pars orbitalis* du temporal ;
— épaississement de la couche profonde de la *pars temporalis ;*
— réduction du ptérygoïdien médial ;
— orientation transversale des fibres ptérygoïdiennes, avec accroissement relatif du chef rétro-orbitaire par rapport aux faisceaux postérieurs ;
— ptérygoïdien latéral de direction nettement transversale et normalement constitué de fascicules hélicoïdes torsadés ;
— digastrique épais, allongé, pourvu d'un robuste tendon hélicoïde intra-musculaire et montrant une réduction sensible des aponévroses d'insertion.

6° VIVERRIDAE.

Par leur configuration, leurs rapports topographiques, leur orientation, leurs proportions et leur texture, les muscles masticateurs des Viverridés offrent une grande ressemblance avec ceux des Félidés. Aussi ces deux Familles diffèrent-elles des Canidés de semblable manière. Cependant, la plupart des Viverridés, en raison de l'exiguïté de leur taille, se rangent dans le même groupe biométrique que les Mustélidés. Ce caractère particulier, qui n'a pas été pris en considération jusqu'à présent en Myologie, nous semble néanmoins capital. Les neurologistes et les odontologistes ont montré que, fréquemment, la réduction de taille s'accompagne d'une simplification morphologique. C'est en faisant appel à des arguments de cet ordre que nous essaierons de rendre compte de l'uniformité structurale de la musculature masticatrice au sein de la Famille des Viverridés, ainsi que du parallélisme existant entre ces derniers et les Mustélidés. En outre, dans le cas particulier des petites espèces, les modifications

Source : MNHN, Paris

de détail, notamment le changement d'orientation des aponévroses de constitution, l'accroissement localisé de certaines aires d'insertion, le développement relatif de divers faisceaux charnus, l'augmentation de la hauteur d'engrenure des dents... prennent une grande importance fonctionnelle. De tels remaniements, apparemment limités, se révèlent souvent plus décisifs, en ce qui concerne le mécanisme des mâchoires, que des changements affectant la morphologie globale de la musculature, auxquels on serait enclin à accorder plus d'intérêt. Cela permet de présumer qu'en dépit des nombreux caractères généraux communs que partagent les Félidés et les Viverridés, ces deux Familles illustrent deux modalités de mastication assez différentes. Inversement, les Mustélidés et les Viverridés, anatomiquement très différents par plusieurs traits, témoignent d'une étroite similitude dans le domaine physiologique, le mécanisme des mâchoires se révélant souvent identique dans ces deux Familles.

Nous examinerons tout d'abord la musculature masticatrice de la Genette commune, *Genetta genetta*, espèce de taille moyenne, de régime surtout carnassier, appartenant au groupe le plus typique de la Famille. Après avoir comparé la Genette aux Canidés, nous envisagerons les principaux représentants des Viverridés.

A — Genetta genetta.

Masséter.

Le masséter offre la même configuration, les mêmes proportions [1] et la même orientation que chez les Félidés.

Le *masseter superficialis, lamina prima* possède une aponévrose superficielle de structure intermédiaire entre celle des Mustélidés et des Félidés. Comme chez ces derniers, on lui reconnaît deux lames, supérieure et inférieure (laquelle s'implante solidement sur le maxillaire par un tendon rubané épais et presque horizontal). Les fibres aponévrotiques supérieures s'infléchissent à proximité de l'arcade zygomatique, puis prennent une direction parallèle au plan d'occlusion centrée. Les fibres inférieures, de même que les faisceaux charnus superficiels, possèdent les mêmes propriétés que chez les Félidés. Un détail rapproche toutefois la Genette des Mustélidés : les deux lames de l'aponévrose superficielle se soudent sur presque toute leur longueur, formant ainsi une lame indivise. Si donc, d'un point de vue strictement anatomique, la dualité de cette aponévrose paraît tout aussi évidente que chez les Félidés, par contre, physiologiquement, elle acquiert les mêmes qualités que chez les Mustélidés puisque, en raison de leur union parfaite, les deux feuillets tendineux perdent toute individualité fonctionnelle. Cette unicité traduit une simplification du jeu des faisceaux massétérins superficiels, lequel devient moins complexe que chez les Canidés et les Félidés.

A la différence de la plupart des Canidés [2], la Genette possède une aponévrose moyenne inférieure simple, réduite à une seule lame. Découpé en trois ou quatre rubans par de profondes fissures triangulaires, ce plan aponévrotique est formé de fibres parallèles, orientées obliquement vers le haut et vers l'avant, suivant une direction qui se rapproche de la verticale.

Le *masseter intermedius*, assez faible, s'oriente perpendiculairement au plan d'occlusion centrée. L'aponévrose moyenne supérieure, de contour triangulaire, se trouve reléguée vers l'arrière. Les fibres, d'autant plus courtes que plus antérieures, passent irrégulièrement à des pinceaux charnus insérés entre la fosse massétérine et la crête d'insertion de l'aponévrose moyenne inférieure.

Le *masseter profundus* se signale tout d'abord par le renforcement de l'aponévrose de constitution de sa *pars anterior*. Ce trousseau fibreux acquiert une robustesse inhabituelle et constitue l'armature intra-musculaire des fibres massétérines antérieures (fascicules antérieurs et pré-angulaires du *masseter superficialis, lamina prima* ; *pars anterior* du *masseter profundus*) ; il donne même insertion aux pinceaux les plus externes du maxillo-mandibulaire. La *pars posterior*, remarquable par la verticalité de son aponévrose inférieure, se termine non seulement sur le bord inférieur, mais aussi sur les versants inférieur et postérieur de la fosse massétérine. L'aponévrose supérieure du *masseter profundus* rappelle celle des Félidés ; comme chez ces derniers, elle s'incline à 120°-130° sur le plan d'occlusion centrée.

1. Contrairement à ce que l'on observe chez les Mustélidés, aucune disproportion due à un développement relatif du temporal ou à une réduction du masséter et du ptérygoïdien médial, ne se remarque chez la Genette.

2. A l'exclusion des espèces de petite taille corporelle.

Source : MNHN, Paris

Maxillo-mandibulaire et zygomatico-mandibulaire.

Le maxillo-mandibulaire et le zygomatico-mandibulaire n'offrent aucune particularité importante. Le maxillo-mandibulaire paraît toutefois relativement plus volumineux que chez les Canidés et les Félidés; il est, en outre, plus vertical et mieux dessiné. Le zygomatico-mandibulaire, extrêmement puissant, se signale par l'existence d'une aponévrose profonde (caractère de Félidés), ainsi que par son orientation voisine de l'horizontale (caractère de Mustélidés).

Temporal.

La *pars orbitalis* du temporal recouvre partiellement le zygomatico-mandibulaire et s'implante sur les deux tiers antérieurs de l'aponévrose temporale. La *pars temporalis* est mise en évidence par rabattement vers l'avant du fascia et résection du zygomatico-mandibulaire. La couche superficielle empiète fort peu sur l'aponévrose intra-musculaire située immédiatement sous l'aponévrose d'enveloppe. Les fibres charnues supéro-externes s'attachent sur la face latérale de cette dernière, en marge du bord supérieur, sur une faible largeur (3 à 4 mm). Antérieurement, le tendon du temporal se réfléchit en dedans, donnant ainsi naissance à un cornet aponévrotique comme chez les Canidés et Félidés. La *pars orbitalis* et la *pars temporalis* se trouvent donc nettement séparées l'une de l'autre à ce niveau. De plus, le diamètre antéro-postérieur de la couche profonde de la *pars temporalis* augmente sensiblement. Le support de la résultante générale des forces développées par les faisceaux temporaux devient ainsi presque parallèle au plan d'occlusion centrée. Une telle disposition a pour effet d'accroître la composante tangentielle de la force développée par le temporal aux dépens de la composante verticale. Cela rapproche singulièrement la Genette (et d'ailleurs la plupart des Viverridés qui partagent cette même propriété) des Mustélidés, en l'éloignant à la fois des Canidés et des Félidés.

Ptérygoïdien médial.

Le ptérygoïdien médial ne présente guère de différences avec celui des Félidés. Plusieurs de ses traits peuvent même être considérés comme des caractères félins fortement accentués. Ainsi, la portion rétro-mandibulaire prend un développement extrême ; elle s'unit intimement à la *pars reflexa* massétérine. Les deux muscles s'interpénètrent et échangent de nombreuses fibres charnues et aponévrotiques entre l'apophyse angulaire et le conduit auditif externe. D'autre part, les fascicules les plus inférieurs du ptérygoïdien médial se redressent beaucoup moins que chez les Canidés ou les Félidés, tandis que les moyens et supérieurs se portent plus franchement en dedans et tendent, par conséquent, à devenir perpendiculaires au plan sagittal médian. Cette légère modification d'orientation des faisceaux ptérygoïdiens,comparable à celle décrite chez les Mustélidés, entraîne un accroissement sensible de la composante transversale du ptérygoïdien médial, sans affecter la composante élévatrice, mais en réduisant la composante longitudinale.

Ptérygoidien latéral.

Le ptérygoïdien latéral conserve la plupart des caractères décrits chez les Félidés, sans présenter toutefois la structure torsadée, due à la disposition hélicée des fascicules charnus, caractéristique des grands Félins. Le muscle se rapproche, par conséquent, davantage de celui du Chat, du Lynx, du Serval et de l'Ocelot.

Digastrique.

Le digastrique de la Genette ressemble à celui du Chat. Son insertion mandibulaire occupe cependant une situation plus postérieure, ne dépassant pas la verticale abaissée du trigone rétro-molaire.

B — Étude comparative des Viverridae.

L'étude de la Genette nous a permis de distinguer parmi les caractères myologiques ceux qui se retrouvent chez les Félidés et ceux qui évoquent les Mustélidés (tendance à la verticalité ou à l'horizontalité des faisceaux musculo-tendineux). La confrontation de diverses espèces appartenant aux

Source : MNHN, Paris

principales sous-Familles et tribus des Viverridés, soulignera l'importance fonctionnelle de certains remaniements et désignera du même coup les facteurs à considérer au premier chef dans l'analyse du mécanisme des mâchoires chez ces petits Carnivores.

Viverrinae.

Viverra civetta.

Les genres *Viverra* et *Genetta* diffèrent peu l'un de l'autre. Chez les Civettes, les fibres tendineuses et charnues superficielles du masséter deviennent pratiquement horizontales. Le *masseter superficialis, lamina prima* ne peut plus, dans ces conditions, être considéré comme un faisceau élévateur de la mandibule, la force qu'il développe agissant uniquement dans le sens postéro-antérieur. Élévateur chez la plupart des Mammifères, élévateur et propulseur chez les Canidés, ce muscle devient donc exclusivement propulseur chez *Viverra*.

En outre, le tendon d'insertion du masséter superficiel s'allonge et empiète largement sur le maxillaire. La *pars reflexa* massétérine s'accroît considérablement en arrière de la mandibule. Ainsi se constitue une sangle musculo-aponévrotique horizontale qui s'oppose énergiquement à tout mouvement de rétropulsion, mais ne joue pratiquement plus aucun rôle élévateur.

Inversement, le *masseter profundus, pars posterior* devient un élément de rétropulsion, véritable antagoniste du chef superficiel. Là encore, nous assistons à une diminution de l'obliquité des fibres ; contrairement au masséter superficiel (dont l'angle formé par la direction des fascicules et le plan occlusal se ferme), dans le cas du masséter profond, l'angle des fibres de l'aponévrose supérieure s'ouvre largement par rapport à l'horizontale (d'obtus à 120°-130° chez *Genetta*, il devient presque plat, 160°-170°, chez *Viverra*). Le masséter profond agit donc surtout dans le sens antéro-postérieur en s'opposant au mouvement de propulsion mandibulaire.

La *pars orbitalis* du temporal fusionne avec le zygomatico-mandibulaire, fait unique chez les Fissipèdes. Ce caractère singulier ne semble traduire aucune spécialisation fonctionnelle. Ayant été retrouvée chez quatre Civettes (trois adultes et un fœtus à terme), cette propriété ne peut être une anomalie. Nous pensons plutôt que l'origine de ces rapports inhabituels doit être recherchée dans l'embryologie. En effet, plusieurs auteurs (Toldt, Dubecq et Zlabek notamment) ont reconnu au temporal et au zygomatico-mandibulaire une origine commune. De plus, la séparation entre zygomatico-mandibulaire et temporal n'est jamais parfaite, sauf chez quelques Cétacés (Yoshikawa), mais il s'agirait alors d'un phénomène particulier en rapport avec la régression de la musculature masticatrice. Aussi existe-t-il toujours un secteur, variable en étendue et en situation, au niveau duquel ne s'observe aucune solution de continuité entre le temporal, d'une part, les faisceaux de transition (maxillo-mandibulaire et zygomatico-mandibulaire), d'autre part. D'ailleurs, chez les fœtus de Viverridés, il est courant de rencontrer une telle fusion qui disparaît ensuite progressivement chez le jeune et dont on ne retrouve plus trace chez l'adulte.

En définitive, se constitue un puissant lobe musculaire vertical recouvrant presque complètement le tendon du temporal. Si l'on ne peut valablement invoquer d'arguments d'ordre fonctionnel pour expliquer sa formation, nous constaterons cependant que l'existence d'un tel faisceau perpendiculaire au plan d'occlusion centrée accroît fortement la puissance élévatrice du temporal, ce qui compense la diminution de la composante verticale du masséter. Les changements respectifs d'orientation des chefs superficiel et profond du masséter, entraînent une perte d'efficacité dans le sens vertical, laquelle se trouve rattrapée par suite du développement de la *pars orbitalis* du temporal. L'expansion du chef antérieur de ce muscle s'imprime d'ailleurs sur le squelette en incurvant la ligne fronto-pariétale vers le bas.

Herpestinae.

Herpestes galera, Herpestes gracilis et *Crossarchus fasciatus.*

Les Mangoustes forment un groupe homogène et feront, pour cette raison, l'objet d'une description commune. Comme chez *Viverra*, le *masseter superficialis* possède une *pars reflexa* extrêmement puissante, en dessous et en arrière de la mandibule. Les fibres massétérines superficielles sont pratiquement parallèles au plan d'occlusion centrée. Les deux lames tendineuses, supérieure et inférieure, se soudent intimement et, par suite, se distinguent difficilement. L'aponévrose superficielle des Herpestinés rappelle ainsi celle des Mustélidés.

Source : MNHN, Paris

L'aponévrose moyenne inférieure du masséter, fermement implantée sur l'apophyse angulaire, devient particulièrement robuste. Ses fibres parallèles se portent obliquement en haut et en avant (35°-40° par rapport au plan horizontal).

Le caractère le plus intéressant de la musculature masticatrice est sans doute la verticalité des fibres de l'aponévrose moyenne supérieure et de l'aponévrose profonde inférieure. Cette dernière s'incline beaucoup moins que chez les Civettes (115° à 120°). En somme, les Mangoustes se rapprochent de *Viverra* par leur masséter superficiel, et de *Genetta* par leur masséter profond.

Le zygomatico-mandibulaire, fort puissant, masque partiellement le temporal. Ce dernier, beaucoup plus développé que chez les autres Viverridés, présente, par comparaison au volume du masséter, le même phénomène d'accroissement différentiel que chez les Mustélidés. D'autre part, la direction moyenne des fibres de la couche interne de la *pars temporalis* devient parallèle au plan d'occlusion centrée. Compte tenu de l'épaisseur considérable de cette couche et de son allongement, le temporal semble particulièrement apte à développer, non plus des forces verticales, mais horizontales. Corrélativement, le tendon du temporal se renforce chez les Mangoustes.

Cryptoproctinae.

Cryptoprocta ferox.

Le Cryptoprocte, fossile vivant de Madagascar, ennemi des Lémuriens, est sans doute le Viverridé qui s'apparente le plus aux Félidés et ressemble le moins aux Mustélidés.

Masséter et temporal présentent les mêmes proportions relatives que chez les Félidés et Viverrinés. L'aponévrose massétérine superficielle possède, en plus des deux lames habituelles, une lame antérieure réfléchie en dedans, ce qui la rapproche très étroitement de celle des Félins. Elle émet vers l'intérieur une lamelle en flamme qui arme (comme chez certains Canidés) les faisceaux massétérins antérieurs et pré-angulaires. D'après leur orientation par rapport au plan occlusal, les fibres tendineuses se répartissent en trois groupes : les antérieures inclinées à 60°-70°, les intermédiaires à 30° et les postérieures à 45°. Les fibres massétérines superficielles sont donc plus redressées que chez tous les autres Viverridés.

L'aponévrose moyenne inférieure est trifasciculée, comme chez les Canidés et les Félidés. La lame intermédiaire, la plus robuste, se réfléchit en dedans dans son quart postérieur. Ses fibres parallèles s'inclinent à 50° par rapport au plan horizontal.

La *pars reflexa* atteint une épaisseur extrême et devient même relativement plus forte que chez les Félidés. Elle contourne les bords postérieur et inférieur de la branche montante sur toute leur étendue.

Le *masseter intermedius* accroît également sa puissance. A l'inverse de ce que l'on observe chez les autres Viverridés, l'aponévrose moyenne supérieure, très large et verticale, occupe le tiers (voire la moitié) postérieur du muscle. Ses longues fibres tendent à rejoindre la branche montante dans la région située entre la crête diagonale et le bord inférieur de la fosse massétérine. Le *masseter profundus* participe à l'augmentation de la puissance du masséter. La *pars anterior* possède une aponévrose bien différenciée, la *pars posterior* un tendon inférieur, identique à celui des Félidés, et un tendon supérieur presque horizontal (170° à 175° par rapport au plan d'occlusion centrée).

Le zygomatico-mandibulaire prend un grand développement. Le temporal offre la même architecture que chez les Félidés, quoique sa direction devienne plus horizontale (comme chez les Viverrinés et Herpestinés). La *pars temporalis*, relativement forte, s'oriente verticalement (caractère de Félidés).

Les ptérygoïdiens médial et latéral sont tout à fait comparables à ceux des petits Félins : Chat, Ocelot et Serval notamment.

En définitive, chez le Cryptoprocte, la musculature masticatrice montre des dispositions intermédiaires entre celles des Félidés et des Viverridés, s'apparentant d'ailleurs davantage aux premiers qu'aux seconds. Il est hautement significatif de constater que ce prédateur, qui surpasse par la taille tous les autres Viverridés, n'offre aucun des traits rencontrés chez les petits Carnivores et, corrélativement, ne présente aucune convergence avec les Mustélidés.

Paradoxurinae.

Nandinia binotata (tribu des *Nandinii*) et *Paradoxurus hermaphrodyta* (tribu des *Paradoxurini*) nous fourniront deux exemples intéressants de Viverridés omnivores que nous pourrons comparer aux Viverridés exclusivement carnassiers étudiés jusqu'à présent.

Source : MNHN, Paris

Nandinia binotata.

Par les caractères généraux de sa musculature masticatrice, la Nandine se rapproche des Civettes et des Genettes. Cependant, divers détails de texture l'écartent quelque peu de ces dernières. Le masséter, beaucoup moins trapu, est pourvu d'une aponévrose superficielle à laquelle on reconnaît difficilement deux lames élémentaires. L'origine du *masseter superficialis, lamina prima* empiète très peu sur le maxillaire et tend à se limiter à l'arcade zygomatique. Le muscle prend le même aspect que chez les Mustélidés ; de plus, comme chez la plupart de ces derniers, la *pars reflexa* est moins épaisse que chez les Viverrinés. L'aponévrose moyenne inférieure, réduite à un seul feuillet, se redresse franchement, ses fibres formant un angle de 85° à 90° avec le plan d'occlusion centrée. Le tendon apparaît ainsi comme l'antagoniste parfait de l'aponévrose moyenne supérieure, elle aussi verticale. Les tendons du *masseter profundus* sont également redressés, l'inclinaison des fibres de l'aponévrose profonde inférieure étant comprise entre 90° et 95°, celle de l'aponévrose profonde supérieure avoisinant 110°-115° (une des plus faibles valeurs rencontrées chez les Viverridés).

En outre, la direction des faisceaux du ptérygoïdien médial devient nettement plus transversale que chez les Viverrinés et les Herpestinés.

Paradoxurus hermaphrodyta.

On retrouve, chez le Paradoxure, les mêmes caractères que chez la Nandine. Le redressement des fibres massétérines s'observe encore plus nettement au niveau des aponévroses moyennes inférieure et supérieure. Les fibres tendineuses du masséter, quelle que soit l'aponévrose à laquelle elles appartiennent, tendent à devenir verticales. Le regroupement des fascicules s'effectue à la fois dans les trois dimensions de l'espace.

Un certain nombre de particularités distingue le Paradoxure de tous les autres Viverridés. Le masséter s'allonge verticalement, par suite du développement de la *pars reflexa* au-dessous de la branche montante. L'aponévrose superficielle comprend deux lames, rappelant les feuillets supérieur et inférieur des Félidés ; mais ici, ces deux éléments tendineux sont séparés par un ruban aponévrotique de transition. On constate, en outre, l'épanouissement des faisceaux massétérins charnus antérieurs et pré-angulaires dont l'insertion mobile atteint le trigone rétro-molaire.

La *pars orbitalis* du temporal s'étend assez loin vers l'arrière et masque, de ce fait, presque complètement le zygomatico-mandibulaire. La *pars temporalis*, peu épaisse, possède une couche superficielle partiellement recouvrante en haut et en arrière. Le tendon du temporal, déployé en éventail et nettement réfléchi vers l'intérieur, s'insère sur l'apophyse coronoïde, exceptionnellement haute. Les autres muscles masticateurs diffèrent très peu de ceux des Viverrinés ; toutefois, le digastrique s'insère encore plus postérieurement sur la mandibule que chez le Genette.

En définitive, les caractères les plus remarquables de la musculature masticatrice des Viverridés peuvent se résumer ainsi :

— aponévrose massétérine superficielle à deux feuillets intimement soudés ;
— aponévrose massétérine moyenne inférieure verticale et réduite à un seul feuillet ;
— développement de la *pars reflexa*, principalement en arrière de la mandibule ;
— *masseter intermedius* dirigé perpendiculairement au plan d'occlusion centrée ;
— *pars anterior* du *masseter profundus* puissante et verticale ;
— aponévrose profonde inférieure de la *pars posterior* du *masseter profundus* verticale ;
— développement du maxillo-mandibulaire et du zygomatico-mandibulaire ;
— accroissement en longueur du temporal, le grand axe de la *pars temporalis* devenant parallèle au plan d'occlusion centrée ;
— développement de la portion rétro-mandibulaire du ptérygoïdien médial fusionnant avec le masséter superficiel entre l'apophyse angulaire et le conduit auditif externe ;
— direction transversale des fibres moyennes et supérieures du ptérygoïdien médial ;
— ptérygoïdien latéral orienté transversalement et de structure simple ;
— digastrique horizontal à insertion mandibulaire déportée postérieurement.

Source : MNHN, Paris

7° HYAENIDAE.

La musculature masticatrice des Hyènes se distingue de celle de tous les autres Fissipèdes par certaines particularités. Elle offre une combinaison originale de caractères, les uns synthétiques, voisins de ceux des Canidés, les autres de convergence tantôt avec les Ursidés, tantôt avec les Félidés. Tout en conservant le plan d'organisation canin, la musculature s'apparente à la fois à celle des espèces qui affirment la fonction broyeuse ou la fonction sectoriale. Cela s'accorde parfaitement avec la morphologie dentaire, le processus d'abrasion coronaire et la cinématique mandibulaire, qui témoignent en faveur de la dualité fonctionnelle de l'appareil masticateur des Hyénidés. Une telle organisation musculaire traduit la double aptitude de ces prédateurs à trancher les tissus tendres et à briser les corps durs ou rigides. Nous avons limité notre étude aux deux genres *Crocuta* et *Hyaena* groupés dans la sous-Famille des *Hyaeninae*, n'ayant pu nous procurer de spécimens du genre *Proteles*. Ce dernier, extrêmement rare, seul représentant de la sous-Famille des *Protelinae*, mériterait cependant une analyse spéciale complémentaire, étant donnée la régression de son système dentaire et son régime en grande partie entomophage.

Hyaena striata, *Hyaena brunnea* et *Crocuta crocuta*.

Les muscles masticateurs des Hyènes rayée, brune et tachetée, rappellent, par leur configuration générale et leurs rapports, ceux des Canidés. Ils sont cependant plus volumineux, le temporal se développant davantage que le masséter et le ptérygoïdien médial. Ce caractère paraît toutefois moins prononcé que chez les Félidés et Viverridés. La morphologie et le plan d'organisation variant peu entre *Hyaena* et *Crocuta*, nous donnerons une description commune pour l'ensemble des Hyéninés.

Le masséter, trapu et bombé, de type canin, prend ses plus grandes dimensions chez *Crocuta* (100 mm de long sur 70 mm de haut). Revêtu par une aponévrose robuste et indivise, la première lame du masséter superficiel recouvre intégralement l'articulation temporo-mandibulaire dont elle assure la contention. L'aponévrose massétérine superficielle se réfléchit nettement dans sa partie antérieure, donnant naissance à un tendon de Zlabek épais et rectiligne. Ses fibres s'inclinent davantage sur l'horizontale que chez les Félidés et les Viverridés ; elles forment avec le plan occlusal un angle très faible (5° à 25°). Une telle orientation permet au masséter superficiel de solliciter énergiquement la mandibule lorsque la gueule est grande ouverte. Dans cette position, en effet, les fibres massétérines deviennent tangentes aux trajectoires mandibulaires, ce qui correspond à la plus grande valeur possible de leur moment moteur. C'est chez les Hyènes, dans l'ensemble des Mammifères, que la mandibule peut recevoir la plus grande impulsion au tout début de son mouvement d'élévation, condition particulièrement favorable à la rupture des os et des aliments rigides par percussion.

Le masséter superficiel naît principalement sur l'os malaire, son origine débordant peu sur le maxillaire (caractère d'Ursidés). La *pars reflexa*, très épaisse, contourne le bord inférieur de la branche montante, mais s'étend par contre assez peu en arrière de l'apophyse angulaire. Elle s'attache fermement et largement sur l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial (caractère de Félidés).

Une aponévrose hélicoïde, assez semblable à celle des Canidés, renforce intérieurement la *pars reflexa* massétérine, mais, contrairement à celle de ces derniers, fusionne avec l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial. Les deux tendons se fixent sur l'arête inférieure de l'apophyse angulaire qu'ils peuvent solliciter dans deux directions opposées, vers l'extérieur ou vers l'intérieur.

L'aponévrose moyenne inférieure se scinde en trois lames tendineuses. La lame postéro-externe, dissociée et peu épaisse, se réduit à un peigne fibreux. Les deux autres, intermédiaire et antéro-interne, paraissent en revanche beaucoup plus robustes que chez les Canidés. La couche charnue externe, épaisse comme chez les Félidés, s'adjoint un faisceau postérieur (comparable au chef supplémentaire innominé rencontré parfois chez les Caninés), trapézoïdal, armé intérieurement de nombreux rubans fibreux plissés et relégués vers l'arrière à proximité de l'apophyse angulaire.

Plus épais que chez les Canidés, le *masseter intermedius* des Hyènes est limité en bas et extérieurement d'une part, en haut et intérieurement d'autre part, par deux aponévroses extrêmement robustes dont les fibres s'étendent sur presque toute la longueur du muscle. Interrompues à un ou deux centimètres des deux insertions, ces dernières se prolongent par de très courts pinceaux charnus. Les deux tendons, homologues de la troisième lame de l'aponévrose moyenne inférieure et de l'aponévrose moyenne supérieure, acquièrent ici une résistance exceptionnelle, ce qui confère au chef moyen du masséter une puissance inégalée chez les autres Carnivores.

Source : MNHN, Paris

Le *masseter profundus* offre plusieurs propriétés originales. La *pars anterior*, discrète chez les Canidés, estompée chez un grand nombre de Fissipèdes, s'accroît ici fortement à tel point qu'elle masque complètement le tiers antérieur de la *pars posterior* ; son tendon d'insertion mandibulaire, bien individualisé, se fixe immédiatement en avant de la lame profonde de l'aponévrose moyenne inférieure et se raccorde irrégulièrement, après un trajet légèrement oblique vers le haut et vers l'avant, à un faisceau charnu trapézoïdal qui le relie au malaire. La *pars posterior*, en forme de tronc de cône oblique, ressemble à celle des Canidés, notamment par la direction verticale des fibres de son aponévrose profonde inférieure ; cependant elle montre également plusieurs caractères rappelant à la fois les Ursidés et le Glouton. Au sein de la couche charnue la plus interne apparaissent deux aponévroses supplémentaires, l'une fixe, l'autre mobile, ainsi que cinq ou six rubans membraneux qui interceptent les fibres musculaires et subdivisent la masse charnue en sous-unités partiellement indépendantes.

En définitive, le *masseter superficialis* s'épaissit en s'inclinant fortement sur le plan occlusal, comme chez les Félidés ; le *masseter intermedius* et la *pars anterior* du *masseter profundus* se renforcent, tout en conservant la même orientation que chez les Canidés ; l'architecture de la *pars posterior* du *masseter profundus* se complique, comme chez les Ursidés et le Glouton.

Le maxillo-mandibulaire possède la même forme, la même situation et les mêmes insertions que chez le Chien. Au même titre que les autres faisceaux de la musculature masticatrice, il paraît néanmoins plus puissant que chez ce dernier. Sa direction moyenne, d'autre part, devient perpendiculaire au plan d'occlusion centrée.

Le zygomatico-mandibulaire se signale immédiatement par sa robustesse ; il atteint incontestablement, chez les Hyènes, son maximum de puissance (40 mm de largeur chez *Crocuta*). Les fibres décrivent, comme chez le Chien, une courbe régulière et relient l'apophyse coronoïde à l'angle postéro-inférieur de la fosse pariéto-temporale. Le zygomatico-mandibulaire se présente ainsi comme un faisceau de rappel susceptible de projeter énergiquement la mandibule en direction du massif facial ; il paraît donc synergique du masséter superficiel.

Une aponévrose, ancrée sur la ligne courbe occipitale supérieure, le renforce au niveau de son insertion crânienne. Des languettes tendineuses consolident sa terminaison sur le bord antérieur de l'apophyse coronoïde.

Comme chez les Canidés, la tunique du temporal, de nature exclusivement aponévrotique, s'ancre par un trousseau fibreux extrêmement robuste, au niveau de l'inion. Le corps musculaire présente quatre propriétés remarquables : très épais et trapu, il rappelle celui des Félidés ; il paraît en outre relativement plus volumineux que le masséter, en dépit du développement de ce dernier, ce qui rapproche les Hyènes des Viverridés ; cependant, contrairement à ce que nous avons observé chez les *Feloidea* précédents — Félidés et Viverridés — la *pars orbitalis* se réduit sensiblement et ne forme point un chef nettement individualisé ; en revanche, la *pars temporalis* s'accroît fortement et représente la presque totalité du muscle. Les fibres charnues montrent les mêmes rapports avec le squelette et les aponévroses de constitution que chez les Canidés. Elles se répartissent en deux couches épaisses, situées de part et d'autre du tendon du temporal. La couche superficielle recouvre intégralement ce dernier et atteint, chez *Crocuta crocuta*, une épaisseur de 20 mm (maximum rencontré chez les Carnivores). La couche profonde s'épaissit également. L'aponévrose de constitution, très solide, se réfléchit à peine dans sa moitié antérieure, ce qui explique que la *pars orbitalis* ne soit pas parfaitement individualisée. En effet, par suite de l'aplanissement du tendon du temporal, les faisceaux charnus rétro-orbitaires confluent largement avec ceux de la couche profonde de la *pars temporalis*. De plus, l'expansion vers l'avant de la couche superficielle accuse cette disposition. En raison de son accroissement, le zygomatico-mandibulaire occupe, en arrière de la fosse orbitaire, une partie de la loge temporale. Une telle réduction de la *pars orbitalis*, accompagnée d'un accroissement de la *pars temporalis*, se retrouve chez les Ursidés.

D'autre part, la couche superficielle est renforcée en profondeur par une petite aponévrose d'insertion coronoïdienne, juxtaposée au tendon du temporal.

Les deux temporaux se rejoignent sur la ligne médiane, coiffant la crête sagittale surélevée en cimier.

En définitive, de même que le masséter, le temporal des Hyénidés possède à la fois certains caractères rencontrés isolément dans les Familles des Canidés, Félidés, Viverridés et Ursidés, cela indépendamment de leur appartenance aux rameaux des *Feloidea* ou des *Canoidea*. La configuration d'ensemble et le plan d'organisation du temporal demeurent incontestablement canins, tandis que par son volume et son accroissement relatif par rapport au masséter, le muscle évoque celui des Félidés et des Viverridés ; de plus, le développement de la *pars temporalis* (notamment de la couche superficielle) et la réduction concomitante de la *pars orbitalis*, rappellent singulièrement les Ursidés.

Par suite de la coudure prononcée du bord inférieur de la mandibule, nettement concave

Source : MNHN, Paris

vers le haut, l'insertion mobile du ptérygoïdien médial est beaucoup plus proche de l'insertion cranio-faciale que chez les Canidés. Le muscle accroît sensiblement sa surface de fixation dans le sens longitudinal et devient de ce fait trapézoïdal. Ses fibres, orientées nettement transversalement, se rapprochent de l'horizontale. Corrélativement, l'angle de divergence des fascicules ptérygoïdiens se réduit à peu près de moitié par rapport au Chien (chez *Crocuta* le muscle atteint 75 mm de long sur 48 mm de large).

L'armature aponévrotique mobile montre les mêmes constituants que chez les Canidés. Cependant, la lame recouvrante, épaisse et bien individualisée dans sa moitié postérieure, s'amincit et se dissocie en languettes flexueuses vers l'avant. Elle se réfléchit néanmoins comme chez le Chien. Les fibres tendineuses, peu inclinées de dehors en dedans, donnent insertion à des fascicules charnus qui se fixent sur l'aponévrose antagoniste. A la différence des Canidés, cette dernière n'est pas recouverte intégralement par les fibres musculaires chez les Hyènes. Le faisceau charnu postéro-inférieur s'oriente plus nettement de dehors en dedans que chez les Canidés, mais s'incline en revanche plus faiblement vers l'avant et le haut. Le faisceau, primitivement élévateur, devient par surcroît diducteur.

L'aponévrose supéro-interne du ptérygoïdien médial s'épaissit fortement ; les fibres allongées et inclinées à 40°-45° sur le plan d'occlusion centrée, descendent à proximité de l'apophyse angulaire. L'aponévrose divise le faisceau postéro-inférieur en deux couches charnues d'égale épaisseur. Une lame tendineuse la renforce superficiellement dans son tiers moyen et se soude intimement à elle par son bord antérieur.

Les aponévroses intermédiaire intra-musculaire et recouvrante se réunissent vers l'arrière, un trousseau fibreux épais les attachant fermement l'une à l'autre. A ce niveau, l'aponévrose intermédiaire émet un feuillet de dédoublement (absent chez tous les autres Carnivores) qui se porte obliquement vers le haut et l'arrière et consolide les fascicules charnus les plus postérieurs. Les fibres du faisceau postéro-externe, à l'inverse des précédentes, s'inclinent à 70°-75° par rapport à l'horizontale et se portent obliquement vers l'intérieur ; elles apparaissent comme essentiellement élévatrices.

Le ptérygoïdien médial tend à ne plus être figuré que par ses deux faisceaux postéro-externe et postéro-interne. Le chef rétro-orbitaire régresse considérablement, fusionne avec les faisceaux postérieurs et se redresse sur le plan occlusal. Chez aucun autre Fissipède ce corps musculaire ne subit une telle réduction.

Tronconique et transversal (angle moyen de 100° par rapport au plan sagittal médian), le ptérygoïdien latéral présente une architecture complexe. Les deux faisceaux décrits chez le Chien fusionnent et mettent en commun leurs aponévroses de constitution.

La couche supérieure se réduit sensiblement et représente, au plus, le cinquième du volume musculaire. Pyriforme, plus large en dehors qu'en dedans, elle possède un tendon triangulaire homologue de la lame séparant, chez le Chien, les deux plans ptérygoïdiens. La couche inférieure, contrairement à la précédente, s'accroît et offre une architecture plus compliquée que chez les autres Carnivores. Le tendon mobile, d'insertion mandibulaire et méniscale, se renforce et apparaît sur toute la largeur du muscle, dans sa moitié externe. Il se divise incomplètement en deux feuillets, antérieur et postérieur, aux fibres légèrement divergentes. Doublé en profondeur par une seconde lame tendineuse mobile, réfléchie antérieurement, il compose de ce fait un dièdre à arête antérieure qui enveloppe partiellement les fascicules charnus de la couche musculaire inférieure. Une telle aponévrose n'existe pas chez les autres Carnivores.

Enfin, deux petits tendons rubanés d'insertion fixe, l'un superficiel (apparaissant nettement sur la face inférieure), l'autre intra-musculaire, situé en arrière de l'aponévrose réfléchie, renforcent la couche musculaire inférieure.

Comparé à celui des autres Carnivores, le ptérygoïdien latéral des Hyéninés accroît donc sensiblement sa puissance et s'oriente parallèlement à l'axe bicondylien, ce qui rend possible l'accomplissement de mouvements de latéralité mandibulaire presque purs.

Le digastrique décrit une courbe régulière à concavité antéro-supérieure, dont la corde forme un angle de 160° avec le plan d'occlusion centrée. L'attache sur l'apophyse paroccipitale reste identique à celle des Canidés, tandis que l'insertion mandibulaire, déplacée vers l'arrière, répond à la dépression du bord inférieur de la branche montante. En même temps qu'il se raccourcit et devient plus oblique vers le bas et l'avant, le digastrique s'épaissit fortement. Par ailleurs, sa terminaison se montre très asymétrique, beaucoup plus étendue sur la face interne de la mandibule que sur la face externe. Corrélativement, le digastrique, d'élévateur chez la plupart des Carnivores, peut ici solliciter énergiquement la mandibule vers l'intérieur ; cette propriété, déjà signalée à propos des grands Félins, s'accuse d'avantage chez les Hyéninés.

Source : MNHN, Paris

***

En résumé, la musculature masticatrice des Hyènes présente les caractéristiques suivantes :

— plan général d'organisation voisin de celui des Canidés ;
— léger accroissement relatif du volume du temporal par rapport au masséter et au ptérygoïdien médial ;
— aponévrose massétérine superficielle indivise et fortement réfléchie antérieurement ;
— recouvrement intégral de l'articulation temporo-mandibulaire par le *masseter superficialis* (caractère de Félidés) ;
— diminution de l'angle formé par les fibres massétérines superficielles et le plan occlusal ;
— insertion du masséter limité à l'arc zygomatique (caractère d'Ursidés) ;
— *pars reflexa* épaisse, s'insérant largement sur le ptérygoïdien médial (caractère de Félidés) ;
— sangle ptérygoïdo-massétérine réduite en arrière de la branche montante de la mandibule (caractère de Canidés) ;
— insertion sur une crête commune de l'aponévrose hélicoïde du *masseter superficialis* et de l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial ;
— aponévrose massétérine moyenne inférieure trifasciculée : lame externe mince et dissociée, lames intermédiaire et interne renforcées ;
— *masseter intermedius* extrêmement puissant ;
— aponévrose moyenne supérieure robuste ;
— épaississement et extension de la *pars anterior* du *masseter profundus* ;
— texture complexe de la *pars posterior* du *masseter profundus*, avec différenciation d'aponévroses supplémentaires et division en sous-unités (caractère d'Ursidés) ;
— maxillo-mandibulaire épais et vertical ;
— zygomatico-mandibulaire extrêmement fort, pourvu d'une aponévrose d'insertion crânienne et de tendons intra-musculaires d'insertion coronoïdienne ;
— réduction de la *pars orbitalis* du temporal et développement des deux couches charnues de la *pars temporalis* (caractère d'Ursidés) ;
— tendon du temporal robuste mais plat, à peine réfléchi antérieurement ;
— ptérygoïdien médial de forme trapézoïdale, aux fibres à la fois plus transversales et plus proches de l'horizontale que chez les Canidés ;
— angle de divergence des fibres ptérygoïdiennes relativement faible ;
— régression du chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial ;
— renforcement de l'armature aponévrotique mobile du ptérygoïdien médial avec épaississement et allongement de l'aponévrose fixe du faisceau postéro-interne ;
— direction transversale du ptérygoïdien latéral ;
— réduction de la couche supérieure du ptérygoïdien latéral et développement de la couche inférieure, avec renforcement de l'aponévrose mobile et régression de l'aponévrose fixe ;
— différenciation d'une aponévrose mobile supplémentaire du ptérygoïdien latéral, réfléchie vers l'avant, doublant intérieurement l'aponévrose mobile inférieure ;
— différenciation de deux tendons intra-musculaires d'insertion fixe au sein de la couche inférieure du ptérygoïdien latéral ;
— digastrique court et trapu, à insertion mandibulaire asymétrique et déportée postérieurement.

8° PINNIPEDIA.

Les *Otariidae*, les *Odobenidae* et les *Phocidae* posent d'emblée un grand nombre de problèmes *communs* malgré les différences dues à une adaptation à la vie amphibie plus ou moins poussée. Alors qu'il était possible de faire ressortir les caractères propres aux diverses familles de Fissipèdes en prenant les Canidés comme type moyen de comparaison, la portée d'une telle méthode se trouve considérablement

Source : MNHN, Paris

réduite dans le cas des Pinnipèdes. Elle permet simplement de dégager les différences entre Fissipèdes et Pinnipèdes, sans pour autant fournir de renseignements décisifs sur les relations des Phoques, des Otaries ou du Morse. Pour ces raisons, nous sommes amené à modifier le plan de description suivi jusqu'à présent. En guise d'introduction, nous rappellerons les principaux caractères communs au Pinnipèdes, intéressant le massif facial et les organes connexes. Nous reconnaîtrons, de cette manière, les tendances générales dominantes de l'Ordre, ainsi que les modifications adaptatives et les répercussions anatomiques et physiologiques qui en découlent. Nous serons ainsi conduit à voir dans les Phoques, les Pinnipèdes qui accusent ces tendances avec le plus de netteté. Nous étudierons alors en détail la musculature masticatrice des Phocidés. Ensuite, nous comparerons les Otaries aux Phoques afin de déterminer dans quelle mesure les particularités de l'appareil masticateur correspondent à celles tirées de l'étude anatomique générale qui a fourni ses bases à la Systématique de l'Ordre[1]. Au terme de cette analyse nous discuterons le problème des affinités entre Fissipèdes et Pinnipèdes et, par suite, celui de la classification de ces derniers.

La plupart des auteurs confrontèrent les Pinnipèdes aux Canidés ; certains, à la suite de Mivart (1885), Weber (1928) et Abel (1928), établirent des rapprochements entre Pinnipèdes et Ursidés, ou bien entre Pinnipèdes et Lutrinés. Toutes ces interprétations doivent être reconsidérées.

***

A — Caractères généraux et adaptatifs communs à l'ensemble des Pinnipèdes.

Un fait capital, *l'adaptation à la vie amphibie*, domine toute étude anatomique portant sur les Pinnipèdes. Son influence s'inscrit au premier chef dans l'appareil locomoteur et le système nerveux. Elle imprime aussi sa marque, directement ou indirectement, sur les organes et appareils les plus divers. Nous devons donc nous attendre à trouver, au niveau de la musculature masticatrice, un certain nombre de remaniements de forme et de structure liés à la transformation corporelle d'ensemble et sans rapports étroits avec l'exercice de la mastication. En outre, quelle que soit, du point de vue phylogénique, la nature des relations existant entre les Phocidés, les Odobénidés et les Otariidés, ces trois familles ont acquis, par simple *convergence*, de nombreuses propriétés communes, ce qui complique énormément la recherche de leurs origines et leur classification. D'une manière générale, l'adaptation à la vie amphibie ou aquatique s'assortit d'un changement de forme étroitement lié à des modifications localisées affectant les proportions relatives des différentes parties du corps. Chez les Pinnipèdes, ce dernier tend à devenir fusiforme, tandis que la tête s'aplatit et que la colonne vertébrale, massive dans la région cervicale, régresse fortement dans la région caudale. Corrélativement, les aires d'insertion des muscles masticateurs se trouvent modifiées, en raison non seulement de l'aplatissement céphalique mais aussi du changement du port de la tête (type homalocéphalique), de l'agrandissement des fosses orbitaires et de leur orientation vers l'avant, enfin de la constriction inter-orbitaire.

L'adaptation à la vie dans les eaux entraîne, par ailleurs, des changements de régime alimentaire et impose de nouvelles conditions de manducation. Certes, au titre même que les Fissipèdes, les Pinnipèdes sont exclusivement ou en grande partie zoophages [2]. Toutefois, les proies animales auxquelles ils s'adressent — Poissons, Céphalopodes et Crustacés — sont à la fois fuyantes et glissantes, posant de ce fait au prédateur des problèmes très particuliers en ce qui concerne leur préhension et surtout leur contention. Le rôle principal dévolu aux mâchoires n'est point tant de couper, de broyer ou de briser que de saisir et de retenir des corps très mobiles ce qui, sur le plan mécanique, est absolument différent. A tout cela s'ajoute l'impossibilité de mastiquer sous l'eau. En accord avec ces faits, on observe parallèlement une simplification de l'architecture de la musculature masticatrice et des mouvements mandibulaires.

Il convient de souligner en outre, chez les Pinnipèdes, la brièveté du massif facial et l'incontestable régression du système dentaire. Cela se traduit principalement par la tendance à la monophyodontie et à la réduction de la formule dentaire. La plexodontie et l'hétérodontie, de règle chez la majorité des Mammifères, se trouvent secondairement altérées chez les Pinnipèdes. A l'exclusion de la première prémolaire, caniniforme, les dents jugales, pourvues de trois cuspides alignées, ont évolué vers une

1. Les modifications adaptatives et les degrés d'évolution plus ou moins élevés entre tel ou tel groupe de Pinnipèdes ont été définis, en effet, à partir des caractères de l'appareil locomoteur et, dans une moindre mesure, du système nerveux.

2. Il ne faudrait cependant pas négliger l'importance de la nourriture végétale, notamment du phytoplancton.

Source : MNHN, Paris

homodontie presque parfaite. Si, d'une manière générale, les Mammifères sont diphyodontes, cette règle comporte deux sortes d'exceptions. Tandis que la dentition permanente a disparu chez les espèces actuelles de Prohoscidiens et d'Odontocètes, sa différenciation ayant été de plus en plus tardive dans le développement individuel au cours de l'évolution de leurs phylums, par un processus inverse, son apparition de plus en plus précoce chez les Edentés et les Chiroptères a complètement évincé, en définitive, les dents lactéales. A cet égard, les Pinnipèdes se rapprochent de ces derniers Mammifères ; en effet, si les germes des dents de lait se différencient, il n'en demeurent pas moins enclavés et avortent avant d'avoir effectué leur éruption [1]. Il n'existe donc qu'une seule dentition *fonctionnelle*, la seconde, dont la formule subit en outre une sensible réduction numérique. Les incisives, parfois au nombre de 3/3 de chaque côté, se réduisent à 2/1, voire à 1/0 (chez les Morses), tandis que pour les dents jugales la diminution porte sur les molaires (P = 4/4 et M = 1/1). Quant aux canines, puissantes dans l'ensemble de l'Ordre, elles subissent chez les Morses un accroissement démesuré sans rapport avec la fonction masticatrice ou le régime alimentaire. Dépourvues d'émail et présentant un dimorphisme sexuel, ces canines, qui ne jouent aucun rôle dans la capture ou la mise à mort des proies, doivent vraisemblablement leur extraordinaire accroissement à des actions hormoniques particulières. Leur interprétation sort donc du cadre de notre travail et se situe dans une étude portant sur les dysharmonies de croissance, souvent plus nuisibles qu'utiles, au même titre que les boutoirs des Suidés ou que la « corne » des Narvals.

Toutes ces particularités sont à présent bien connues. Toutefois, la répercussion de la régression dentaire sur l'occlusion et l'articulé, ainsi que son influence corrélative sur les mouvements mandibulaires, méritent une étude plus approfondie (voir chapitre d'Anatomie fonctionnelle).

***

Parmi les Pinnipèdes, les Phocidés affirment mieux que les Otariidés et Odobénidés les tendances que nous venons de rappeler. Chez les Phoques, l'adaptation à la vie aquatique paraît, en effet, plus parfaite que chez les Otaries ou le Morse. Les membres postérieurs, dirigés vers l'arrière et profondément modifiés, ne participent plus activement à la locomotion terrestre. L'homalocéphalie, plus parfaite que chez tout autre Pinnipède, s'accompagne d'un aplatissement marqué de la tête, d'une brièveté frappante du massif facial, d'une extension du palais vers l'arrière, d'un effacement de la crête sagittale, d'un agrandissement et d'une orientation vers l'avant des fosses orbitaires. Le nombre des dents n'excède pas 34 et peut même s'abaisser à 30. C'est pourquoi nous choisirons comme type de description des Pinnipèdes, l'Éléphant de mer : *Mirounga leonina* (*Cystophorinae*) et le Phoque-Veau marin : *Phoca vitulina* (*Phocinae*). Nous comparerons ensuite les Otaries aux Phoques.

B — Phocidae.

Mirounga leonina.

La musculature masticatrice de l'Éléphant de mer surprend par sa gracilité, eu égard aux dimensions corporelles et céphaliques. Seul, le digastrique paraît bien développé ; les muscles masticateurs proprement dits se montrent à la fois peu épais et faiblement étendus.

Masséter.

Plat, mince (1 cm à 1 cm ½ d'épaisseur) et de contour quadrilatère, le masséter relie l'arcade zygomatique à la branche montante mandibulaire, de la même façon que chez les Fissipèdes. La grande diagonale atteint 95 à 100 mm, pour une hauteur de 65 mm.

Le *masseter superficialis* est recouvert par une aponévrose mince et dissociée, réduite à une seule lame, et ne s'étendant que sur le tiers supérieur du muscle dont le bord antérieur charnu ne présente aucune indication de tendon de Zlabek. Les fibres musculaires superficielles se disposent en éventail : les antérieures inclinées vers le bas et l'avant (120° par rapport au plan d'occlusion centrique), les intermédiaires redressées (110° à 90°) et les postérieures obliques vers le bas et l'arrière (50° à 30°). Les fibres antérieures, les plus développées, constituent un faisceau oblong qui s'étale largement sur la face externe

1. Sauf chez les Otaries et quelques Phoques où elles tombent d'ailleurs précocement.

Source : MNHN, Paris

de la mandibule, à l'union des deux branches horizontale et verticale, en avant de la fosse massétérine. Le masséter superficiel ne contourne pas le bord inférieur de la mandibule ; la *pars reflexa*, toujours présente chez les Fissipèdes, est ici totalement absente. La couche charnue externe constitue plus de la moitié du volume du muscle et s'étale largement sur la branche montante en dessinant une surface en croissant.

L'aponévrose moyenne inférieure (trifasciculée chez la plupart des Fissipèdes) se réduit à un peigne fibreux aux tendons courts, inséré sur une crête diagonale mousse, à peine indiquée.

Le *masseter intermedius* fusionne avec le *masseter superficialis*. L'aponévrose moyenne supérieure, aux fibres presque perpendiculaires au plan d'occlusion centrique, se réduit à une lame rectangulaire découpée dans le sens de la hauteur par de profondes fissures.

La *pars anterior* du *masseter profundus*, s'incorpore en totalité au *masseter intermedius* et au maxillo-mandibulaire. La *pars posterior* se résout à un faisceau court, mince, trapézoïdal à petite base supérieure et grande base inférieure. Elle naît sur le bord tranchant de l'arcade zygomatique, juste en avant de l'articulation temporo-mandibulaire, et se termine sur la mandibule dans une dépression faiblement indiquée, homologue de la fosse massétérine des Fissipèdes. L'aponévrose profonde inférieure a disparu. Par contre, deux lamelles tendineuses d'insertion zygomatique, une antérieure très faible, une postérieure plus épaisse et rubanée, correspondent à l'aponévrose profonde supérieure. Les deux couches de la *pars posterior* sont donc confondues, l'externe étant simplement figurée par quelques fascicules ténus et épars. Les fibres les plus internes se fixent sur le versant antéro-externe du ménisque de l'articulation temporo-mandibulaire.

Maxillo-mandibulaire et zygomatico-mandibulaire.

Le maxillo-mandibulaire, exclusivement charnu, à fibres perpendiculaires au plan d'occlusion centrique, présente les mêmes rapports que chez les Fissipèdes et fait transition vers l'extérieur avec le *masseter intermedius*, vers l'intérieur avec les faisceaux superficiels du temporal.

Le zygomatico-mandibulaire, pourvu d'une aponévrose mobile, quoique plus réduit que chez les Fissipèdes, se reconnaît au voisinage du bord antérieur de l'apophyse coronoïde. Ses fibres se portent verticalement vers le haut, puis se perdent dans la *pars orbitalis* du temporal et la couche externe de la *pars temporalis*. En somme, le zygomatico-mandibulaire, figuré par sa moitié terminale, ne décrit pas, comme chez les Fissipèdes, un arc à convexité supérieure.

Temporal.

Le temporal, peu épais, de contour triangulaire, offre une architecture très simple. Long de 95 à 100 mm pour 80 mm de hauteur et une épaisseur de 10 mm en moyenne, ses fibres parallèles forment un angle de 130° avec le plan d'occlusion centrique. Les deux temporaux symétriques ne se rejoignent pas, en l'absence de crête sagittale, sur la ligne médiane, et restent distants de 3 à 5 cm. L'aponévrose superficielle, située dans la région supéro-postérieure, recouvre seulement le quart de la surface du muscle. Par contre, le ligament rétro-orbitaire, qui limite le temporal vers l'avant, s'épaissit fortement et s'allonge en raison du développement de la fosse orbitaire. Les fibres charnues superficielles se groupent en rubans légèrement torsadés rappelant singulièrement l'aspect du temporal des très grands Mammifères (Éléphants, Rhinocéros, Hippopotames).

Le tendon du temporal, bien différencié, s'attache solidement sur le coroné. Il forme un éventail faiblement ouvert, nettement réfléchi dans sa partie antérieure. La direction moyenne des fibres aponévrotiques est parallèle à celle des fibres charnues superficielles. Le tendon divise imparfaitement le corps musculaire en *pars orbitalis* et *pars temporalis* comprenant à son tour deux couches externe et interne partiellement séparées. La *pars orbitalis*, le zygomatico-mandibulaire, le maxillo-mandibulaire et la couche externe de la *pars temporalis* mettent en commun la majorité de leurs fascicules charnus et ne peuvent être distingués qu'à proximité de l'apophyse coronoïde. Plus on s'éloigne des aires d'insertion mobiles, plus les fibres musculaires se mêlent, entraînant la fusion progressive des faisceaux. Parallèlement, les couches externe et interne de la *pars temporalis* ainsi que les chefs les plus profonds de la *pars orbitalis* s'interpénètrent, dans la moitié supérieure du temporal, en formant un tout indissociable.

Ptérygoïdien médial.

Le ptérygoïdien médial, encore plus régressé que le masséter et le temporal, occupe une position reculée et présente une architecture très simple. L'armature aponévrotique mobile, constituée d'une unique lame tendineuse intra-musculaire, se réfléchit légèrement dans sa partie antérieure. Il n'existe

Source : MNHN, Paris

pas de lame recouvrante, les fibres charnues apparaissant en surface. Ces dernières relient la mandibule au massif facial, directement dans la moitié antérieure et indirectement — par l'intermédiaire d'une membrane fibreuse tendue entre le bord antérieur de la bulle auditive et la lame naso-pharyngienne — dans la moitié postérieure. Ces faisceaux musculaires, rassemblés en une couche orientée parallèlement au plan d'occlusion centrique, se portent obliquement en dedans et en avant (15° par rapport au plan sagittal médian).

L'aponévrose intra-musculaire, d'insertion mandibulaire, acquiert une grande robustesse et représente, à elle seule, l'armature aponévrotique mobile recouverte par les faisceaux charnus précédents. Ces derniers composent un faisceau plat d'épaisseur régulière (5 à 7 mm).

L'armature aponévrotique fixe se réduit elle aussi à une seule lame de constitution, encore plus petite que l'aponévrose mobile.

Le chef rétro-orbitaire du ptérygoïdien médial régresse et n'est plus représenté que par quelques faibles fascicules charnus renforcés par la réflexion de l'aponévrose d'insertion mandibulaire. Comparativement à ce qui a été décrit chez les Fissipèdes, le ptérygoïdien médial de l'Éléphant de mer se restreint aux faisceaux postérieurs, fusionnés et comprimés; il ne possède plus que deux aponévroses de constitution, planes et parallèles entre elles. Le muscle s'incline sur l'horizontale en se rapprochant du plan d'occlusion. Il présente, par ailleurs, ces deux particularités : quelques fibres traversent la capsule et vont s'implanter sur le versant antéro-interne du ménisque de l'articulation temporo-mandibulaire, s'ajoutant à celles du *masseter profundus* et du ptérygoïdien latéral. Le bord postérieur du ptérygoïdien médial coulisse, en outre, dans une gouttière peu profonde inscrite sur le versant antéro-interne de la bulle auditive.

Ptérygoïdien latéral.

Le ptérygoïdien latéral, court et mince comme chez les Fissipèdes, possède exactement les mêmes propriétés que chez les Canidés, ses deux faisceaux étant toutefois plus intimement soudés et ses tendons moins bien différenciés.

Digastrique.

Contrairement aux muscles précédents, le digastrique acquiert un volume nettement supérieur à celui des Fissipèdes en s'épaississant davantage vers l'arrière. Il entre en contact avec le masséter et le ptérygoïdien médial puis se fixe sur une éminence angulaire, distincte de l'apophyse goniale, comparable au lobe sub-angulaire ou au ressaut angulaire des Ursidés et de divers Canidés et Procyonidés.

L'épaississement du digastrique n'accroît pas sensiblement sa puissance effective. En effet, en rapport avec l'homalocéphalie, l'axe de la tête se place dans le prolongement de l'axe du corps tandis que, par suite de la coudure mandibulaire, les insertions mobiles des digastriques se rapprochent du plan d'occlusion. Corrélativement, ces muscles tendent à devenir parallèles aux hémi-mandibules et travaillent par rapport à l'axe de rotation bicondylien, dans des conditions moins favorables que chez les Fissipèdes (angle de 15° par rapport à la direction des leviers osseux). L'épaississement du digastrique apparaît ainsi comme une simple compensation.

Au cours de son trajet, le muscle se plaque contre la bulle auditive puis se termine sur le bord inférieur de la mandibule, empiétant symétriquement et faiblement sur les faces latérales. La symétrie de la terminaison musculaire ainsi que le parallélisme de la direction moyenne des fibres avec le plan sagittal médian traduisent l'inaptitude du digastrique à solliciter la mandibule ectalement et entalement ou à lui imprimer un mouvement de balancement frontal.

La texture du digastrique, quoique simplifiée, s'apparente à celle observée chez les Canidés. L'aponévrose fixe postérieure se dissocie en languettes triangulaires effilées, tandis que l'intersection tendineuse s'étale et que les autres éléments aponévrotiques régressent. Les deux ventres charnus fusionnent complètement.

Mylo-hyoïdien.

Le mylo-hyoïdien, semblable à celui des Fissipèdes, s'étirant en longueur, le plancher buccal s'allonge vers l'arrière en même temps que le palais. Cette particularité, sans rapport avec l'exercice de la mastication, paraît dépendre de l'adaptation à la vie aquatique. L'extension du palais vers l'arrière semble due aux modifications des voies aériennes tandis que celle du plancher buccal paraît plutôt résulter de la migration de l'hyoïde (liée elle-même partiellement à l'homalocéphalie et à la pléoclinie). Les deux phénomènes, sans être corrélatifs, peuvent être mis en rapport avec l'acquisition d'un nouveau port de tête dans lequel cette dernière se place dans le prolongement du tronc.

Source : MNHN, Paris

PHOCA VITULINA.

Le Phoque-Veau marin offre les mêmes caractéristiques que l'Éléphant de mer. Toutefois, les divers éléments tendineux et charnus entrant dans la constitution de la musculature masticatrice paraissent mieux différenciés. L'agrégation des faisceaux musculaires et la dissociation des aponévroses de constitution ne se retrouvent ici qu'à un moindre degré. A cet égard, *Phoca vitulina* se rapproche de *Halichoerus grypus* décrit par SCHUMACHER (1961). La comparaison de *Phoca vitulina* et *Mirounga leonina* semble donc de nature à nous renseigner, non seulement sur ces deux espèces mais, d'une manière plus générale, sur les deux sous-Familles des Phocinés et des Cystophorinés.

Masséter.

Plat, de contour quadrilatère, le masséter atteint une longueur de 65 mm pour une hauteur de 45 mm. Le *masseter superficialis, lamina prima* est revêtu d'une aponévrose unifasciculée aux fibres rectilignes et parallèles formant un angle de 30° avec le plan d'occlusion centrique. A la différence de celle de l'Éléphant de mer, l'aponévrose massétérine se réfléchit antérieurement au voisinage de son insertion malaire, donnant ainsi naissance à un tendon de ZLABEK rudimentaire. De plus, il existe une *pars reflexa* peu épaisse, surtout développée en arrière de l'apophyse angulaire, ainsi qu'un puissant ligament méato-angulaire.

L'aponévrose moyenne inférieure ne possède qu'un seul feuillet, comme chez *Mirounga leonina*. Par contre, elle ne se dissocie pas en languettes et prend la forme d'un parallélogramme oblique vers l'avant. Les fibres, rectilignes et parallèles, se portent en haut en formant un angle de 45° avec le plan d'occlusion centrique. Elles se poursuivent par des fibres charnues qui constituent un faisceau allongé d'insertion zygomatique, homologue de la seconde lame du masséter superficiel.

Contrairement à *Mirounga leonina*, chez lequel le masséter profond subit une importante réduction tandis que les couches intermédiaires se renforcent, *Phoca vitulina* possède un masséter profond bien figuré, le *masseter intermedius* régressant, par contre, nettement. L'aponévrose moyenne supérieure n'existe plus. La couche charnue isolant le masséter superficiel du masséter profond s'amincit. La *pars anterior* du *masseter profundus* ne se différencie pas. L'aponévrose profonde inférieure se compose d'une série de flammes tendineuses d'inégale longueur, orientées perpendiculairement au plan d'occlusion centrique ; les fascicules charnus verticaux, nés du bord inférieur de l'arcade zygomatique, s'y terminent.

L'aponévrose profonde supérieure occupe une position tout à fait inhabituelle puisqu'elle naît sur le bord inférieur du malaire, au niveau du tiers moyen de l'arcade zygomatique, à distance de l'articulation temporo-mandibulaire. En forme de trapèze à petite base inférieure, ses fibres se portent obliquement en bas et en avant, formant un angle de 110° à 120° avec le plan d'occlusion centrique. Les fascicules les plus internes, de même orientation, relient l'aponévrose profonde supérieure et l'arcade zygomatique à la fosse massétérine, plus spacieuse que chez l'Éléphant de mer.

Maxillo-mandibulaire et zygomatico-mandibulaire.

Le maxillo-mandibulaire et le zygomatico-mandibulaire fusionnent étroitement. A la différence de *Mirounga*, le Phoque-Veau marin montre un zygomatico-mandibulaire plus proche de celui des Canidés ; le muscle esquisse une courbe à convexité supérieure, la *pars supra-zygomatica* tendant à s'individualiser comme chez les Fissipèdes.

Temporal.

Peu épais, mais largement étalé sur la voûte crânienne, le temporal prend une forme grossièrement trapézoïdale. Comme chez *Mirounga*, la *pars orbitalis* paraît fort mince, le muscle étant surtout représenté par sa *pars temporalis*. La tunique du temporal, fibreuse et robuste, est constituée de fibres obliques de haut en bas et d'arrière en avant, tendues entre la ligne pariétale supérieure et l'arcade zygomatique. Renforcée dans sa moitié antérieure par trois trousseaux tendineux épais, la tunique s'attache au ligament post-orbitaire.

Les deux couches charnues de la *pars temporalis* atteignent à peine un centimètre d'épaisseur. Les fibres musculaires dessinent un éventail centré sur le sommet coronoïdien. Leur direction, par rapport au plan occlusal, varie d'avant en arrière, de 95° pour les antérieures à 165° pour les postérieures. Le tendon du temporal, séparant les deux couches charnues, se compose de fibres obliques vers le bas et l'avant (135° par rapport au plan d'occlusion centrique).

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

Les deux temporaux, plaqués sur le crâne et très peu bombés, développent une traction dirigée vers le haut, obliquement en dedans et en arrière. En agissant alternativement sur les deux apophyses coronoïdes symétriques, ils peuvent, par conséquent, imprimer à la mandibule un mouvement de godille comparable à celui des Fissipèdes, mais d'amplitude plus réduite.

Ptérygoïdiens médial et latéral.

Les ptérygoïdiens médial et latéral présentent les mêmes caractéristiques que chez *Mirounga leonina*. Toutefois, le ptérygoïdien médial entre, en arrière de la mandibule, en rapport avec le masséter, les deux muscles échangeant de nombreuses fibres. Ainsi se forme une sangle ptérygo-massétérine rétro-mandibulaire ressemblant fortement à celle des Lutrinés.

Digastrique et mylo-hyoïdien.

Par sa forme et ses proportions, le digastrique du Phoque-Veau marin rappelle celui de l'Éléphant de mer. Par sa texture plus complexe, il se rapproche, par contre, de celui du Chien. Le tendon hélicoïde fusionne avec l'aponévrose intermédiaire et présente une très faible torsion. La majorité des faisceaux charnus se trouvent ainsi interrompus par une intersection tendineuse.

L'insertion mandibulaire, nettement asymétrique, s'étend davantage vers l'intérieur. Comme chez les Fissipèdes, le digastrique peut solliciter la mandibule en dedans, en même temps qu'il l'abaisse.

Les mylo-hyoïdiens, épais et étirés vers l'arrière, sont reliés entre eux par un raphé à peine perceptible. Dans leur partie antérieure, les faisceaux charnus se fixent sur deux lamelles membraneuses aux fibres entrecroisées [1].

***

En définitive, la musculature masticatrice des Phocidés diffère de celle des Fissipèdes par les principaux caractères suivants :

— gracilité du masséter et du temporal et régression très sensible du ptérygoïdien médial ;
— épaississement du digastrique et extension du mylo-hyoïdien vers l'arrière ;
— aponévrose massétérine superficielle mince, dissociée et unifasciculée ;
— forte réduction ou absence de tendon de ZLABEK ;
— réduction ou absence de la *pars reflexa* massétérine ;
— étalement du *masseter superficialis* sur la branche montante de la mandibule et expansion marquée des faisceaux charnus antérieurs ;
— aponévrose moyenne inférieure unifasciculée ou réduite à un peigne tendineux ;
— fusion du *masseter superficialis*, *lamina secunda*, du *masseter intermedius* et de la *pars anterior* du *masseter profundus* ;
— fusion du maxillo-mandibulaire, du zygomatico-mandibulaire et des faisceaux externes du temporal ;
— régression ou disparition de la *pars supra-zygomatica* du zygomatico-mandibulaire ;
— amincissement de la *pars temporalis* et réduction de la *pars orbitalis* du temporal ;
— armature aponévrotique mobile du ptérygoïdien médial réduite à une lame tendineuse réfléchie antérieurement ;
— armature aponévrotique fixe du ptérygoïdien médial comprenant une ou deux lamelles tendineuses insérées sur la lame naso-pharyngienne ;
— réduction du chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial, fusion et aplatissement des chefs postéro-externe et postéro-interne ;
— direction transversale du ptérygoïdien médial ;
— digastrique épaissi postérieurement et aligné avec le corps de la mandibule.

Le plan d'organisation de la musculature masticatrice est soumis à d'importantes variations au sein de la Famille des Phocidés. Ainsi, chez les Arctocéphalinés, le *masseter intermedius* se renforce,

1. Quelques fibres aponévrotiques se prolongent vers l'avant et pénètrent dans l'interligne symphysaire.

Source : MNHN, Paris

tandis que le *masseter profundus* se réduit et acquiert une texture très simple ; les Phocinés présentent des propriétés inverses. Le zygomatico-mandibulaire et le digastrique diffèrent aussi dans les deux sous-Familles.

C — Otariidae.

Contrairement aux Phoques qui diffèrent sensiblement les uns des autres, les Otaries se ressemblent étroitement. La musculature masticatrice présente les mêmes propriétés chez *Otaria jubata* (Otariinés) et *Arctocephalus gazella* (Arctocéphalinés). Nous donnerons, dans ces conditions, une description commune pour ces deux espèces [1].

Otaria jubata et arctocephalus gazella.

Chez les Otaries, les muscles masticateurs sont plus volumineux — à la fois plus étendus, plus épais et plus bombés — que chez les Phoques. En outre, l'architecture musculaire, plus complexe, rappelle davantage celle des Fissipèdes. Les faisceaux charnus, nettement délimités, sont armés d'aponévroses de constitution bien figurées.

Masséter.

Le masséter atteint, chez *Arctocephalus*, 70 mm de long sur 55 mm de haut et présente un contour en forme de parallélogramme. Le masséter superficiel, plus fort que chez les Phoques, prend origine sur le bord inférieur de l'arcade zygomatique. L'insertion s'étend de la suture maxillo-malaire à la suture squamoso-malaire. Le maxillaire émet une apophyse pyramidale qui s'articule avec les deux éperons externe et interne du malaire et participe, de ce fait, à la constitution de l'arc jugal.

L'aponévrose massétérine superficielle est constituée de fibres rectilignes, d'autant plus longues que plus postéricures, inclinées à 45° sur le plan d'occlusion centrique. Les fascicules charnus les prolongent vers l'arrière et le bas, puis se terminent sur la branche montante, en marge de l'insertion du digastrique et en bordure de l'apophyse angulaire. La *pars reflexa* est absente ou réduite à un fascicule rétromandibulaire. Le masséter superficiel ne se fixe pas sur l'aponévrose recouvrante du ptérygoïdien médial.

A la différence des Phoques, les fibres massétérines externes, parallèles, divergent faiblement à partir de leur origine.

L'aponévrose moyenne inférieure est tout aussi robuste que chez les Fissipèdes. Souvent dédoublée en feuillets externe et interne, elle s'insère sur la face latérale de l'apophyse angulaire et dessine un trapèze à petite base inférieure. Les fibres antérieures, très obliques vers l'avant, forment un angle de 30° avec le plan d'occlusion centrique ; les intermédiaires, plus redressées et plus longues, s'inclinent à 50°-60° ; les postérieures s'orientent verticalement.

Le *masseter intermedius*, aux fibres perpendiculaires au plan occlusal, offre les mêmes propriétés que chez les Canidés.

Le *masseter profundus* est uniquement représenté par sa *pars posterior*, beaucoup mieux différenciée que chez les Phoques. L'aponévrose profonde inférieure, robuste et indivise, est constituée de fibres verticales recouvrant les deux tiers inférieurs de la *pars posterior*. Vers l'avant, elle livre insertion, comme chez les Fissipèdes, au maxillo-mandibulaire ; vers l'arrière, elle se prolonge par un corps charnu pyramidal épais fixé solidement sur l'arcade zygomatique, près de l'articulation temporo-mandibulaire.

L'aponévrose profonde supérieure, robuste, formée de fibres peu divergentes et presque parallèles au plan occlusal (165° à 170°), recouvre à peu près intégralement la couche profonde de la *pars posterior*. Elle s'étale sur la branche montante, occupant toute la surface d'une dépression faiblement excavée, homologue de la fosse massétérine des Fissipèdes.

L'architecture du masséter des Otaries présente donc de nombreuses caractéristiques communes avec celle des Fissipèdes, notamment des Canidés. La réduction et la simplification de ce muscle sont beaucoup moins accentuées que chez les Phoques. La particularité la plus frappante concerne le *masseter profundus* dont les aponévroses inférieure et supérieure, ainsi que les deux couches charnues externe

1. La musculature masticatrice est cependant un peu plus développée chez *Arctocephalus* que chez *Otaria* ; par ailleurs, les proportions relatives des muscles diffèrent légèrement.

Source : MNHN, Paris

et interne, forment entre elles un angle très ouvert. Cela tient essentiellement à la très faible inclinaison des fascicules profonds, remaniement vraisemblablement corrélatif du changement de l'orientation de la tête et des proportions du massif facial.

Maxillo-mandibulaire et zygomatico-mandibulaire.

Le maxillo-mandibulaire et le zygomatico-mandibulaire, profondément modifiés chez les Phocidés, sont par contre bien individualisés chez les Otariidés.

Le maxillo-mandibulaire, fort épais, possède les mêmes propriétés que chez les Canidés.

Le zygomatico-mandibulaire, quoique plus faible, dessine comme chez ces derniers une arche régulière et montre constamment au niveau de l'insertion crânienne de sa *pars supra-zygomatica* un trousseau fibreux de renfort.

Temporal.

A l'inverse des muscles précédents, le temporal des Otaries se rapproche davantage de celui des Phoques que de celui des Fissipèdes. Il paraît cependant plus volumineux, atteignant chez *Arctocephalus* 100 mm de long sur 80 mm de haut. Les deux muscles antimères ne se rejoignent pas toujours sur le faîte du crâne. Ce caractère est soumis à de grandes variations individuelles. L'aponévrose superficielle, assez mince, renforcée entre la région iniaque et l'apophyse post-orbitaire du malaire, rappelle celle des Canidés. Les fibres rectilignes et parallèles se portent obliquement de dedans en dehors et d'arrière en avant. La *pars orbitalis*, beaucoup plus faible que chez la plupart des Fissipèdes, fusionne partiellement avec le maxillo-mandibulaire, comme chez les Phocidés. Les fibres perpendiculaires au plan d'occlusion centrique constituent une paroi transversale limitant la cavité orbitaire vers l'arrière.

La *pars temporalis* comprend deux couches très inégales, l'une externe mince (5 à 10 mm), l'autre interne plus développée, représentant à elle seule les trois quarts de la masse musculaire. Ces deux couches sont séparées par une aponévrose de constitution bien différenciée et réfléchie antérieurement, dont les fibres rayonnent à partir de leur insertion coronoïdienne. Les faisceaux antérieurs s'orientent perpendiculairement au plan d'occlusion centrique, les intermédiaires, obliques vers l'arrière, forment un angle de 110°, les postérieurs, plus longs et flexueux, s'inclinent davantage (120° à 130°). Les fibres charnues prolongent le tendon du temporal qu'elles relient directement à la voûte crânienne.

La terminaison du temporal s'étend fort loin vers le bas, recouvrant la face profonde de la branche montante jusqu'au niveau de l'échancrure dentaire, elle-même située au-dessous du plan occlusal. De ce fait, l'insertion mobile est nettement asymétrique, permettant aux muscles de solliciter la mandibule non seulement vers le haut mais aussi vers l'intérieur.

Ptérygoïdien médial.

Le ptérygoïdien médial est fort réduit, comme comprimé entre la paroi latérale du crâne et la face interne de la branche montante de la mandibule. Il s'oriente plus obliquement d'arrière en avant et de dehors en dedans que chez les Fissipèdes.

Toutefois, quoique son armature aponévrotique soit beaucoup moins robuste que chez les Fissipèdes, elle paraît beaucoup plus complexe que chez les Phocidés. Elle présente des propriétés intermédiaires entre celles des Canidés et des Phoques.

L'armature aponévrotique mobile circonscrit le corps charnu ptérygoïdien en se réfléchissant antérieurement. Elle montre ainsi deux lames externe et interne. La lame interne, mince et partiellement dissociée, est formée de fibres très courtes, obliques en avant et en dedans. La lame externe, bien individualisée, renforce superficiellement le ptérygoïdien médial.

L'armature aponévrotique fixe comprend deux tendons plats parfaitement distincts. Le tendon interne, découpé en petites flammes triangulaires, s'insère en bordure de la lame naso-pharyngienne. Les fibres apparaissent en surface et passent à des faisceaux charnus, à quelques millimètres seulement de leur attache. Le tendon externe, intra-musculaire, paraît beaucoup plus robuste. Les fibres allongées arment les faisceaux charnus les plus postérieurs qui tendent à se grouper en un petit chef tronconique indépendant.

En somme, l'armature tendineuse du ptérygoïdien médial des Otaries rappelle celle des Fissipèdes, tandis que les faisceaux charnus offrent des propriétés voisines de ceux des Phocidés. Cela semble indiquer que les éléments contractiles et incontractiles jouissent d'une relative autonomie et, en cas de régression musculaire, ne se comportent pas rigoureusement de la même manière, la réduction et la dédifférencia-

Source : MNHN, Paris

tion affectant surtout, dans le cas des Otaries, les faisceaux charnus et respectant davantage les constituants tendineux.

Ptérygoïdien latéral.

Le ptérygoïdien latéral, bien développé, s'oriente presque transversalement. Il présente la même architecture que chez les Phocidés, mais ses constituants tendineux sont mieux différenciés. La fusion des deux faisceaux est complète. Le muscle naît sur le crâne en regard de l'articulation temporo-mandibulaire ; il se porte en direction de l'apophyse condylienne de la mandibule et s'implante fermement sur l'angle antéro-interne du condyle. L'aponévrose supérieure, d'insertion crânienne, se recourbe vers le bas et entre ainsi dans la constitution du bord musculaire antérieur. L'aponévrose inférieure, mobile, dessine un triangle à sommet externe, ancré sur le condyle et partiellement soudé au ménisque de l'articulation temporo-mandibulaire.

Digastrique et mylo-hyoïdien.

Les muscles sus-hyoïdiens possèdent les mêmes propriétés que chez les Phocidés. Or, le digastrique et le mylo-hyoïdien des Pinnipèdes se rapprochent également, par convergence, de ceux des Lutrinés. Cela traduit l'influence de l'adaptation à la vie amphibie, la pléoclinie s'accompagnant d'une extension du plancher buccal vers l'arrière.

*
* *

En résumé, la musculature masticatrice des Otariidés présente les principaux caractères suivants :

— aponévrose massétérine superficielle simple, à fibres rectilignes inclinées à 45° sur le plan d'occlusion centrique ;
— réduction ou absence de *pars reflexa* massétérine ;
— aponévrose moyenne inférieure du masséter uni- ou bi-fasciculée ;
— *masseter intermedius* bien développé et à fibres verticales ;
— absence de *pars anterior* au *masseter profundus ;*
— *pars posterior* du *masseter profundus* bien différenciée, constituée de deux couches externe et interne dont les fibres tendent à devenir perpendiculaires entre elles ;
— aponévrose massétérine profonde inférieure à fibres perpendiculaires au plan d'occlusion centrique ;
— aponévrose profonde supérieure à fibres presque horizontales ;
— maxillo-mandibulaire puissant et partiellement soudé au temporal ;
— zygomatico-mandibulaire réduit mais pourvu d'une *pars supra-zygomatica ;*
— temporal représenté essentiellement par la couche profonde de sa *pars temporalis ;*
— réduction et verticalité de la *pars orbitalis* du temporal ;
— aponévrose de constitution du temporal aux fibres peu divergentes, puissante et nettement réfléchie antérieurement ;
— réduction du ptérygoïdien médial dont l'armature aponévrotique présente les mêmes constituants que chez les Canidés ;
— fusion et réduction des faisceaux charnus du ptérygoïdien médial, comme chez les Phocidés ;
— ptérygoïdien latéral bien individualisé, transversal et construit sur le modèle canin ;
— digastrique et mylo-hyoïdien offrant les mêmes caractéristiques que chez les Phocidés et rappelant ceux des Lutrinés.

D'une manière générale, la musculature masticatrice des Otariidés montre donc des caractères intermédiaires entre ceux des Phocidés et des Fissipèdes, notamment des Canidés. Le plan d'organisation musculaire paraît, d'autre part, plus stable chez les Otaries que chez les Phoques.

Source : MNHN, Paris

ARTHROLOGIE.

La mandibule s'articule normalement avec le crâne par l'intermédiaire de deux diarthroses symétriques, les articulations temporo-mandibulaires. Chez la majorité des Carnivores s'ajoute une troisième articulation intermandibulaire semi-mobile : la symphyse mandibulaire ; cette dernière autorise de légers déplacements relatifs des deux hémi-mandibules. Des rapports fonctionnels s'établissent enfin entre les deux mâchoires par l'intermédiaire des arcades dentaires supérieure et inférieure. On distingue, à cet égard, trois types de connexions : des articulations proprement dites, les articulations alvéolo-dentaires (autrefois nommées gomphoses en Anatomie) et deux systèmes de connexion d'un type très spécial : l'un, constitué par l'ensemble des points d'appui coronaires entre les faces mésiales et distales des dents successives appartenant à une même arcade, l'autre, nommé *articulé* en Dentisterie, correspondant aux rapports fonctionnels par appui ou par glissement qui s'établissent entre les arcades antagonistes au cours de la mastication et de la déglutition.

Nous examinerons successivement dans ce chapitre les articulations proprement dites, diarthrose temporo-mandibulaire et symphyse. Les autres connexions seront étudiées dans la seconde partie consacrée à la Bio-mécanique.

I — ARTICULATION TEMPORO-MANDIBULAIRE.

L'articulation temporo-mandibulaire des Carnivores est une diarthrose unissant l'apophyse condylienne de la mandibule à la racine transverse de l'apophyse zygomatique du temporal. Elle se situe en avant du conduit auditif externe et de la bulle auditive, en dehors et en arrière de la lame naso-pharyngienne, à la partie inféro-externe de l'os temporal. Elle présente *deux surfaces articulaires* — temporale ou supérieure et mandibulaire ou inférieure — des *moyens d'union* — capsule, ligaments extrinsèques et intrinsèques — et un *ménisque*, divisant l'espace intra-capsulaire en deux cavités : supérieure (ou temporo-méniscale) et inférieure (ou ménisco-mandibulaire) contenant une très faible quantité de synovie et tapissées par deux synoviales indépendantes sus- et sous-discales.

Fig. 30. — *Coupe frontale de l'articulation temporo-mandibulaire chez un Canidé.*

1, surface articulaire supérieure (racine transverse de l'apophyse zygomatique du temporal) ; 2, surface articulaire inférieure (condyle de la mandibule) ; 3, apophyse post-glénoïde ; 4, capsule et ligament latéral externe ; 5, ménisque ; 6, capsule et ligament latéral interne ; 7, trabécules entrecroisées de l'os spongieux ; 8, col condylien.

1° SURFACES ARTICULAIRES.

Les surfaces articulaires mobile et fixe sont représentées respectivement par le condyle mandibulaire et par le versant inférieur de la racine transverse de l'apophyse zygomatique, la face antérieure concave de l'apophyse post-glénoïde et, lorsqu'ils existent, l'apophyse pré-glénoïde et le condyle temporal.

Chez le Chien, la surface articulaire supérieure se divise en deux régions, interne, fortement concave vers l'avant et le bas, externe, presque plane. En vue latérale, le profil de la première dessine une ligne formée de trois courbes à rayons différents. Le versant articulaire de l'apophyse post-glénoïde décrit un arc moyennement concave dont la corde est légèrement inclinée d'arrière en avant ; la fosse glénoïde, correspondant au plafond de la surface articulaire fixe, un arc de petit rayon de courbure à concavité inférieure très prononcée ; le condyle temporal, peu saillant, un arc légèrement convexe. Le profil de la région externe de la surface articulaire supérieure se simplifie et tend à s'aplanir (Fig. 30).

Source : MNHN, Paris

La surface articulaire supérieure s'incline également en pente douce de dehors en dedans et de haut en bas. Deux axes, tangents aux surfaces articulaires droite et gauche, et passant à égale distance des bords antérieur et postérieur de la racine transverse de l'apophyse zygomatique, convergent en un point situé à 2 ou 3 mm au-dessous de la trace, sur le plan sagittal médian, de l'axe transversal joignant directement les deux points symétriques les plus externes des surfaces articulaires (Fig. 31).

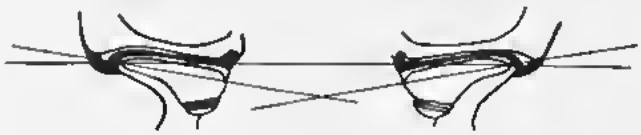


FIG. 31. — *Orientation des axes condyliens par rapport à la ligne de terre, dans le plan de front* (Chien).

Les deux tangentes horizontales aux versants articulaires des apophyses post-glénoïdes, convergent en un point situé à 10 mm en moyenne en avant de la trace, sur le plan sagittal médian, de l'axe transversal joignant directement les deux points symétriques les plus externes des apophyses post-glénoïdes (Fig. 32).

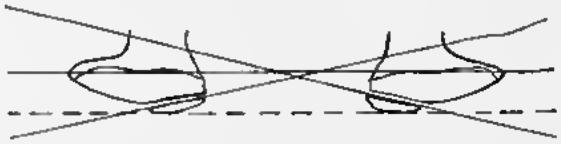


FIG. 32. — *Orientation des tangentes horizontales aux versants articulaires des apophyses post-glénoïdes, par rapport à la ligne de terre, dans le plan de comparaison* (Chien).

Contrairement à l'opinion communément admise, la surface articulaire supérieure n'est donc nullement cylindrique, ce qui interdit de l'identifier à l'arbre, au pivot ou au gond des systèmes arbre-coussinet, pivot-crapaudine ou gond-charnière de la Mécanique rationnelle.

La surface articulaire temporale est circonscrite par la ligne d'insertion supérieure de la capsule, à peine indiquée sur le squelette. Cette ligne coïncide, en avant, avec le bord tranchant de la racine transverse de l'apophyse zygomatique ; elle contourne extérieurement la base du tubercule zygomatique, donnant insertion à l'aponévrose massétérine profonde supérieure (*pars posterior* du *masseter profundus*), puis longe vers l'arrière la crête mousse reliant ce tubercule au bord externe de l'apophyse post-glénoïde, change de direction à ce niveau pour atteindre le plan sous-temporal où l'insertion capsulaire dessine une rainure longitudinale.

La surface articulaire inférieure correspondant aux versants supérieur et postéro-interne du condyle mandibulaire, ne peut s'inscrire sur un cylindre. De même que pour la surface supérieure, son profil et son inclinaison varient suivant les régions considérées. Toutefois, les deux surfaces antagonistes ne se correspondent pas rigoureusement. L'espace extrêmement réduit qui les sépare l'une de l'autre, quelle que soit la position de la mandibule (ouverture buccale plus ou moins grande ou position excentrée de l'arcade dentaire inférieure) n'est jamais constant. L'articulation temporo-mandibulaire se montre donc légèrement discordante, l'interligne articulaire n'étant pas régulier. Cela fait ressortir le rôle capital du ménisque dont les déplacements assurent l'homogénéité de la diarthrose (Fig. 33).

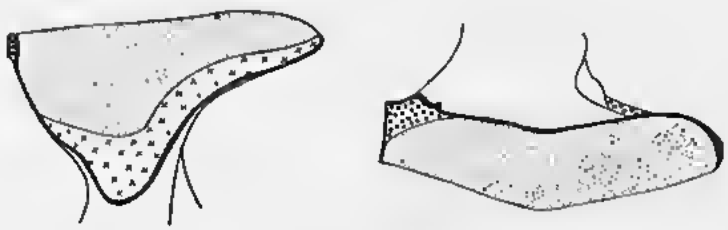


FIG. 33. — *Condyle mandibulaire du Chien* (côté droit).

A gauche, vue postérieure ; à droite, vue supérieure (versant antérieur vers le haut). En sablé, surface articulaire *stricto sensu* ; en pointillés pleins, insertion mobile du ptérygoïdien latéral ; en pointillés évidés, insertion du *masseter profundus*, *pars posterior*. La ligne d'insertion inférieure du manchon capsulaire est tracée en noir. La surface marquée par des croix représente l'aire sur laquelle s'applique intimement la partie postérieure épaissie de la capsule de l'articulation temporo-mandibulaire.

Source : MNHN, Paris

La surface articulaire inférieure est circonscrite par la ligne d'insertion de la capsule. La limite antérieure dessine un segment très légèrement concave vers l'avant, libre dans sa moitié externe, en rapport avec l'échancrure sigmoïde dans sa moitié interne. Elle se prolonge vers l'arrière par deux arcs à convexité supérieure, l'externe à grand rayon de courbure, l'interne plus fortement enroulé, situé à la limite de l'attache mandibulaire du ptérygoïdien latéral. Ces deux arcs sont réunis par une ligne brisée en V dont les branches forment un angle voisin de 130°.

La surface condylienne peut être divisée en deux champs articulaires supérieur et postéro-interne. Le champ supérieur, faiblement convexe, répondant au plafond de la fosse glénoïde, autorise des mouvements de rotation axiale et de translation transversale de faible amplitude ; le champ postéro-interne, fortement convexe, intervient dans les mouvements de rotation de moyenne et de grande amplitude. Le condyle mandibulaire peut donc effectuer deux sortes de mouvements simples : des mouvements de rotation axiale, prédominants, et des mouvements de translation transversale, beaucoup plus limités. Corrélativement, il peut décrire des mouvements complexes résultant de la combinaison d'une rotation et d'une translation. Cependant, la mandibule demeure toujours assujettie à tourner sur l'axe bi-condylien et à effectuer, par conséquent, des déplacements rectilignes perpendiculairement au plan sagittal médian. Le mouvement résultant est donc de nature hélicoïdale.

La majorité des auteurs affirme que la surface articulaire, parfaitement lisse, est recouverte de fibro-cartilage. En réalité, le condyle mandibulaire est revêtu par deux couches indépendantes, bien délimitées et de natures histologiques différentes : l'une, superficielle, exclusivement fibreuse ; l'autre, profonde, non articulaire, cartilagineuse (cartilage hyalin *stricto sensu*) recouvrant l'os trabéculaire [1].

2° MOYENS D'UNION.

Les moyens d'union de l'articulation temporo-mandibulaire sont représentés par la capsule, les ligaments intrinsèques — latéral externe et latéral interne — et les ligaments extrinsèques, encore dits ligaments accessoires ou « à distance ».

Capsule.

Souple et lâche, la capsule s'insère en haut sur le pourtour de la surface articulaire temporale. A partir de son origine, elle forme un manchon trapézoïdal qui se rétrécit à mesure qu'il descend et vient se terminer au pourtour de la surface articulaire du condyle de la mandibule. La capsule se fixe directement sur la marge de cette dernière, à l'exception de la région postéro-externe ; à ce niveau, les fibres capsulaires se plaquent contre le versant inféro-externe de l'apophyse articulaire et se soudent au périoste suivant une surface triangulaire à sommet inférieur. Très mince antérieurement, la capsule se renforce latéralement et atteint son maximum d'épaisseur en arrière. Elle est en outre intimement soudée, au niveau de son angle antéro-externe, aux fibres de l'aponévrose massétérine profonde supérieure, et, en dedans, aux faisceaux supérieurs du ptérygoïdien latéral.

Ligaments intrinsèques.

Le *ligament latéral externe*, triangulaire et épais, soutient la face externe de la capsule articulaire. Il s'insère, en haut, sur le tubercule zygomatique antérieur, en arrière de l'aponévrose profonde supérieure de la *pars posterior* du *masseter profundus* et empiète sur la face latérale de l'arcade zygomatique. De là, ses fibres convergent en bas, en dedans et légèrement en avant, pour s'implanter sur la portion supérieure du pilier condylien. Quelques fibres, recourbées vers l'intérieur, se terminent sur les versants antérieur et postérieur de l'apophyse condylienne, au-dessous de l'attache capsulaire. Contrairement à la description de SÉBILEAU, le ligament latéral externe des Carnivores ne se subdivise jamais en une corde et une bandelette zygomato-mandibulaires. Il s'agit toujours d'un ligament triangulaire d'un seul tenant [2].

Le *ligament latéral interne*, inconstant, double la face profonde de la capsule à laquelle il adhère généralement. Il se réduit à une mince bandelette attachée, en haut, en bordure de l'insertion capsulaire, en bas, sur le versant interne de l'apophyse articulaire, juste au-dessous du ptérygoïdien latéral. Ce

1. Nous n'avons, chez aucun Carnivore étudié, relevé l'existence d'îlots de chondrocytes ou de nodules cartilagineux au sein de la couche fibreuse revêtant le condyle mandibulaire (contrairement aux observations d'ORBAN (1962) chez l'Homme).

2. Dans les interventions de Chirurgie expérimentale, le praticien devra tenir compte de cette différence entre les Carnivores et les Primates.

Source : MNHN, Paris

ligament, mal individualisé, fait corps le plus souvent avec la capsule dont il ne représente qu'un épaississement.

Ligaments extrinsèques.

On désigne sous le nom de ligaments extrinsèques de l'articulation temporo-mandibulaire, diverses formations fibreuses jouant un rôle mécanique accessoire, ou nul, et représentant en réalité, soit des intersections aponévrotiques, soit des raphés [1].

Chez le Chien, nous distinguerons les formations aponévrotiques de la région interptérygoïdienne et le raphé situé à l'union de la *pars reflexa* du masséter et du ptérygoïdien médial, improprement nommé *ligamentum meato-angulare.*

Formations fibreuses de la région interptérygoidienne (Fig. 34).

La reconnaissance, admise par la plupart des anatomistes, de ligaments sphéno- et ptérygo-mandibulaires chez les Mammifères, résulte de l'interprétation discutable des formations aponévrotiques qui délimitent la région inter-ptérygoïdienne. En effet, les Mammifères montrent deux types morpho-

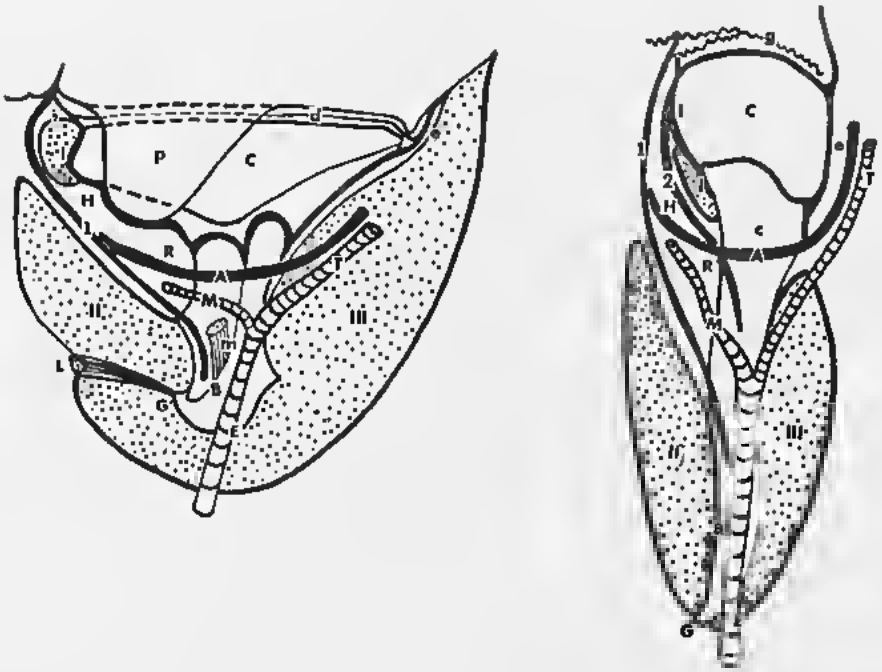


Fig. 34. — *Branche montante et musculature masticatrice, en vue postérieure chez un Carnivore* (à gauche) *et chez l'Homme* (à droite).

A, nerf auriculo-temporal ; B, bord postérieur de la branche montante de la mandibule ; C, condyle ; *c*, col du condyle ; *d*, disque articulaire ; E, artère carotide externe ; *e*, ligament latéral externe de l'articulation temporo-mandibulaire ; G, gonion ; *g*, scissure de Glaser ; H, région inter-ptérygoïdienne d'Hovelacque ; *i*, ligament latéral interne ; L, ligament méato-angulaire ; M, artère maxillaire interne ; *m*, auriculo-mandibulaire ; R, boutonnière rétro-condylienne de Juvara ; T, artère temporale ; 1, ptérygoidien latéral ; II, ptérygoïdien médial ; III, masséter ; 1, aponévrose inter-ptérygoïdienne ou sphéno-glasèro-maxillaire ; 2, aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire.

logiques suivant que l'apophyse ptérygoïde est pourvue de deux lames (externe et interne) ou réduite à sa seule lame interne. Les Primates se rangent dans la première catégorie, les Carnivores dans la seconde. Chez l'Homme, Rouvière (1912), Hovelacque et Virenque (1913), Olivier (1949) et de Ribet (1952) ont intégré les formations fibreuses de la région inter-ptérygoïdienne aux diverses lames aponévrotiques qui la délimitent, niant du même coup toute autonomie aux ligaments accessoires de l'articulation temporo-mandibulaire. Les dissections effectuées sur les principaux groupes de Primates (Lémuriens, Platyrhiniens et Catarhiniens) nous ont permis de reconnaître les trois formations tendineuses (aponé-

1. Les raphés peuvent être des muscles vestigiaux ou des faisceaux musculaires ayant subi une régression fibreuse (ex. : ligament stylo-mandibulaire de l'Homme).

Source : MNHN, Paris

vroses sphéno-glasèro-maxillaire ou interptérygoïdienne, ptérygo-temporo-maxillaire et lame vasculaire) décrites chez l'Homme. Chez les Mammifères ne possédant qu'une aile ptérygoïdienne, seules existent l'aponévrose inter-ptérygoïdienne et la lame vasculaire [1]. Nous constatons également l'absence de ligament de Hyrtl. Corrélativement, le *porus crotaphitico-buccinatorius* fait défaut, les nerfs maxillaire inférieur et temporaux pénétrant directement dans la région inter-ptérygoïdienne, au sortir du trou ovale.

L'aponévrose inter-ptérygoïdienne, longitudinale, présente cinq bords : supéro-postérieur, supéro-antérieur, antérieur, inférieur et postérieur.

Le bord supéro-postérieur s'attache sur la face inférieure de l'alisphénoïde, en dedans du trou ovale. Il s'engage fréquemment entre l'apophyse post-glénoïde et la bulle auditive, à proximité de la scissure de Glaser.

Le bord supéro-antérieur décrit tout d'abord un arc concave vers le haut et l'avant, contournant le ptérygoïdien latéral. Il se dirige ensuite horizontalement, sur le sphénoïde, entre la crête d'insertion du chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial et le trou optique, puis longe les sutures palato-frontale et lacrymo-palatine, enfin se termine sur la tubérosité maxillaire.

Le bord antérieur, libre, se porte en dedans du malaire, obliquement vers le bas et l'arrière, reliant le maxillaire à la face interne de la mandibule, à proximité de la dernière molaire inférieure. Il atteint fréquemment à ce niveau le plan supérieur du mylo-hyoïdien auquel il adhère.

Le bord inférieur, fixé sur la face interne de la branche montante, rejoint vers l'arrière un point équidistant du condyle et de l'apophyse angulaire. Il contourne le bord postérieur du mylo-hyoïdien puis, au niveau de l'échancrure dentaire, émet une expansion falciforme qui recouvre vers l'avant le nerf mylo-hyoïdien.

Le bord postérieur est constitué de cordons fibreux perpendiculaires au plan occlusal, tendus entre les extrémités des bords supéro-postérieur et inférieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne. Ces cordons correspondent à l'épaississement distal de l'aponévrose sphéno-glasèro-maxillaire. Il ne nous paraît pas possible d'admettre l'existence d'un ligament tympano-mandibulaire chez les Carnivores, les cordelettes fibreuses ne représentant, en réalité, qu'un ourlet, simple renforcement de l'aponévrose délimitant avec le condyle mandibulaire et la capsule de l'articulation temporo-mandibulaire, une boutonnière rétro-condylienne dans laquelle s'engagent le nerf auriculo-temporal et les vaisseaux maxillaires internes. Cette boutonnière est l'homologue de la gouttière de JUVARA décrite en Anatomie humaine (ROUVIÈRE et DE RIBET).

Dans sa région moyenne, l'aponévrose inter-ptérygoïdienne s'amincit, laissant voir par transparence le faisceau temporal qui s'insère sur la face interne de l'apophyse coronoïde. Elle s'épaissit en avant, en haut et en arrière, notamment entre l'orifice d'entrée du canal dentaire et l'apophyse angulaire. Le ligament sphéno-mandibulaire ne peut donc être reconnu, ce qui s'accorde avec l'absence constante, chez les Carnivores, d'épine de Spix. L'aponévrose, par sa nature celluleuse, son amincissement, en arrière du ptérygoïdien latéral, et ses perforations livrant passage à une branche de l'artère maxillaire interne et au nerf ptérygoïdien interne, rappelle le *fascia cribriformis*. Cependant, aucune bandelette fibreuse ne peut être identifiée à ce niveau au ligament de Civinini.

La lame vasculaire double l'aponévrose inter-ptérygoïdienne sur sa face antéro-externe. N'ayant jamais été considérée comme une formation extrinsèque de l'articulation temporo-mandibulaire, nous ne la prendrons pas en considération. Sa minceur et sa constitution celluleuse l'écartent d'ailleurs de toute analyse fonctionnelle.

En définitive, *il n'existe pas, chez les Carnivores, de ligaments extrinsèques — au sens anatomique du terme — dérivés des formations aponévrotiques inter-ptérygoïdiennes. Aucun feuillet fibreux ne peut être identifié aux ligaments de Hyrtl ou de Civinini, pas plus qu'au ligament sphéno-mandibulaire. Quant au prétendu « ligament » tympano-mandibulaire, il ne représente que l'épaississement du bord postérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne d'*HOVELACQUE *et* VIRENQUE.

D'un point de vue strictement physiologique, l'aponévrose, toile souple mais inextensible, reliant le crâne à la mandibule, intervient accessoirement, lorsqu'elle est mise en tension, dans le mécanisme des mâchoires, en limitant les mouvements mandibulaires de grande amplitude.

1. L'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire ne semble donc exister qu'en présence de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde. Chez les Carnivores, la région inter-ptérygoïdienne, profonde et d'accès difficile, se réduit au défilé exigu délimité par le temporal, le mylo-hyoïdien, les ptérygoïdiens médial et latéral.

Source : MNHN, Paris

Raphé massétéro-ptérygoïdien ou ligament méato-angulaire.

On a aussi donné le nom de ligament à la bandelette fibreuse tendue entre le gonion et le conduit auditif externe. Cette formation représente, en réalité, un *raphé* réunissant les faisceaux postérieurs du ptérygoïdien médial aux faisceaux angulaires et sus-angulaires de la *pars reflexa* massétérine. Constitué par un entrelacement de fibres tendineuses, ce raphé massétéro-ptérygoïdien joue un rôle très important dans la mastication, en limitant et amortissant les mouvements mandibulaires de rotation axiale bi-condylienne. Il représente, par ailleurs, le lieu de convergence des fibres du *masseter superficialis* et des faisceaux postérieurs du ptérygoïdien médial qui le sollicitent respectivement en dehors et en dedans. Les déplacements mandibulaires pourront, par conséquent, être déviés à droite ou à gauche. Un tel dispositif plaide donc fortement en faveur de l'existence de mouvements mandibulaires de latéralité chez les Carnivores.

3° MÉNISQUE.

Entre les surfaces articulaires temporale et mandibulaire, s'interpose un ménisque fibreux rétablissant leur concordance. Ce disque articulaire coiffe le condyle mandibulaire dont il épouse étroitement la forme. A sa partie antéro-externe, il s'amincit sensiblement au point de se réduire à un feuillet ténu. Contrairement à l'opinion de Lafond, selon lequel l'angle antéro-externe du ménisque : « n'arrive pas jusqu'à la capsule », ce dernier nous est toujours apparu en étroite connexion avec la capsule sur tout son pourtour. Toutefois, la liaison capsulo-méniscale n'est pas homogène. Le disque, solidement amarré dans son angle postéro-interne, et par suite peu mobile à ce niveau, s'unit plus souplement à la capsule dans son angle antéro-externe, très mobile. En outre, il s'attache fermement, par l'intermédiaire d'une bandelette épaissie, en dedans sur le temporal et en dehors sur le condyle mandibulaire.

Les déplacements méniscaux se trouvent donc limités dans certaines directions de l'espace. On ne peut, dans ces conditions, assimiler le disque articulaire ni « à une pastille de réglisse glissée entre les surfaces articulaires ou mieux à une boule de mastic coulée entre elles » (E. Olivier), ni à un corps glissant intercalé et pincé entre la partie renflée du condyle mandibulaire et l'apophyse post-glénoïde, chassé passivement « comme un noyau de cerise entre les doigts » (Lafond).

Le rôle du ménisque se révèle beaucoup plus complexe et subtil. N'étant pas attaché à sa périphérie aussi fermement en tous points, sa liberté varie suivant les directions. L'ancrage étant particulièrement assuré dans l'angle postéro-interne, mais beaucoup plus souple dans l'angle antéro-externe, le disque pourra accomplir de légers déplacements angulaires, tangentiellement au condyle. Dans le sens transversal, les mouvements de latéralité de la tête condylienne vers l'extérieur seront freinés, puis arrêtés par la tension de l'attache supéro-interne renforcée. De plus, par sa forme en coin, plus mince en dehors qu'en dedans et en avant qu'en arrière, le disque articulaire s'oppose à certains déplacements de la mandibule. D'autre part, les fascicules du ptérygoïdien latéral et du masséter profond insérés sur le versant interne et l'angle antéro-externe du ménisque, peuvent intervenir directement dans la mécanique articulaire par leurs contractions conjuguées.

Nous n'avons jamais rencontré chez les Carnivores (pas plus que chez les autres Mammifères) de ménisque perforé en son centre. Les deux cavités temporo-méniscale et méniseo-mandibulaire nous sont toujours apparues parfaitement indépendantes, chacune d'elle possédant sa propre synoviale qui tapisse la face capsulaire interne.

Enfin, le disque s'est toujours révélé exclusivement fibreux chez les Fissipèdes et Pinnipèdes ; jamais nous n'avons pu mettre en évidence, au sein de ses épaississements, de noyaux cartilagineux ou fibro-cartilagineux.

Dans l'ensemble des Carnivores, les variations morphologiques de l'articulation temporo-mandibulaire sont beaucoup plus limitées que celles de la musculature masticatrice et de la denture. Comme pour ces dernières cependant, le schéma ci-dessus que nous venons de décrire, représente un type moyen à partir duquel on peut reconnaître diverses spécialisations correspondant à celles déjà définies d'après les critères myologiques et odontologiques.

Chez les Félidés, les surfaces articulaires s'adaptent plus étroitement entre elles que chez les Canidés. La fosse glénoïde forme une véritable gouttière transversale, reçoit le condyle mandibulaire et se moule presque parfaitement contre lui. L'apophyse post-glénoïde, bien développée, s'étend plus largement en dehors ; son bord libre, court et abrupt en dedans, s'incline en pente douce, vers l'extérieur. Le bord antérieur de la surface articulaire supérieure, recourbé vers le bas, se renforce, par incorporation du

Source : MNHN, Paris

tubercule zygomatique antérieur, et se transforme en une apophyse pré-glénoïde allongée transversalement, constituant à la fois une butée qui s'oppose au déplacement du condyle mandibulaire vers l'avant et une surface de roulement supplémentaire. L'apophyse pré-glénoïde fait ainsi pendant à l'apophyse post-glénoïde et délimite avec elle, la gouttière articulaire.

La surface articulaire temporale, plus régulière que chez les Canidés, est inscriptible sur un tronc de cône sub-cylindrique à grande base interne et petite base externe. Les axes des deux troncs de cônes droit et gauche, rigoureusement transversaux, admettent le même support à la fois perpendiculaire au plan sagittal médian et parallèle au plan d'occlusion centrée. L'apophyse articulaire de la mandibule s'identifie, par conséquent, à un cône oblique à sommet externe effilé. Sa hauteur, parallèle au plan d'occlusion et perpendiculaire au plan sagittal, s'aligne avec celle du condyle symétrique. Une telle disposition permet à la mâchoire inférieure l'accomplissement de mouvements de rotation axiale et de translation transversale presque parfaits. En effet, le lieu géométrique des différents points de la surface articulaire mobile participant *simultanément* au roulement du condyle dans la fosse glénoïde est la découpe, sur le cône condylien, d'une bande enroulée d'un demi-tour de dehors en dedans, de haut en bas et d'avant en arrière. La ligne d'enroulement, plus régulière que chez les Canidés [1] s'apparente ici à une courbe géométrique simple dont la projection orthogonale sur le plan sagittal médian décrit une spirale. En outre, les enroulements des surfaces articulaires droite et gauche sont inverses (dextre et senestre), ce qui s'accorde parfaitement avec le fait que les deux cônes condyliens, symétriques par rapport au plan sagittal, tournent autour d'un même axe, normal à ce plan de symétrie.

Les Mustélidés montrent un autre type articulaire spécialisé, particulièrement bien illustré par les Blaireaux. Les axes condyliens s'alignent transversalement. Les apophyses pré- et post-glénoïdes, en opposition diagonale, s'enroulent autour du condyle, n'autorisant que des mouvements de rotation ou de translation. A la différence des Félidés, les surfaces articulaires sont inscriptibles sur deux cylindres concentriques de rayons très voisins. L'apophyse articulaire de la mandibule conserve donc une section constante, de dehors en dedans, et peut ainsi coulisser sans gêne, transversalement, dans la gouttière glénoïde qui épouse fidèlement sa forme. Il s'agit là d'une spécialisation très différente de celle affirmée par les Félins.

Les Ursidés illustrent un troisième type articulaire, adapté à une modalité originale de la mastication dans laquelle interviennent deux catégories distinctes de déplacements de la mandibule : des mouvements verticaux de grande amplitude et des mouvements de latéralité réduits mais plus complexes que chez les autres Carnivores. Les surfaces articulaires fixe et mobile ne s'opposent plus dans le sens vertical mais suivant une direction nettement oblique, de bas en haut et d'avant en arrière. Corrélativement, la concavité de la surface temporale regarde vers l'avant, tandis que la convexité du condyle mandibulaire devient postérieure. L'apophyse condylienne de la mandibule peut ainsi rouler dans la fosse glénoïde creusée en gouttière, les réactions condyliennes n'étant plus verticales mais dirigées fortement vers l'arrière et parfois même horizontalement.

En outre, chaque condyle mandibulaire dessine une courbe prononcée ; les deux arcs condyliens symétriques sont inscriptibles sur une ellipse à foyers antérieurs ou postérieurs. Dans le premier cas, la fosse glénoïde est convexe ; dans le second, plus fréquent, elle devient concave.

La grande diversité spécifique (et même individuelle) des inclinaisons et courbures condyliennes traduit la variabilité de la cinématique mandibulaire chez les Ursidés. Contrairement à la majorité des Fissipèdes, chez lesquels la fonction sectoriale s'affirme et où l'articulation temporo-mandibulaire présente (au même titre que les dents et les muscles masticateurs) une morphologie et une architecture hautement différenciée, les Ours accusant la fonction broyeuse ne montrent pas un type articulaire aussi stable et parfaitement défini.

Les variations morphologiques de l'articulation temporo-mandibulaire des autres Carnivores peuvent se rattacher soit au type canin, soit à l'un des trois gabarits illustrés par les Félins, les Blaireaux et les Ours.

Les Canidés, dans leur ensemble, montrent une disposition semblable à celle décrite chez le Chien domestique. Toutefois, les genres de petite taille (*Fennecus*) présentent un condyle plus transversal; ceux dont la mandibule est anglée (*Nyctereutes*), ou pourvue d'un lobe sub-angulaire d'HUXLEY (*Otocyon*), possèdent un condyle arrondi rappelant celui des Primates.

Les Hyènes offrent des caractères intermédiaires entre les Canidés et les Félidés. Comme chez les Canidés, l'apophyse post-glénoïde se limite à la moitié interne de l'articulation ; le toit de la fosse glénoïde est plan ou faiblement concave; son bord antérieur rectiligne n'est pas renforcé par une apo-

1. En raison du modelé plus complexe du condyle chez les Canidés, la ligne d'enroulement est fortement sinueuse.

Source : MNHN, Paris

physe pré-glénoïde. Par contre, les surfaces articulaires supérieure et inférieure s'allongent transversalement et s'emboîtent intimement; l'apophyse post-glénoïde augmente de hauteur; le condyle mandibulaire devient presque conique. Par ces derniers caractères, les Hyènes affirment ainsi certaines tendances rencontrées chez les Félins.

Le type décrit chez le Blaireau se retrouve chez la plupart des Mustélidés. Toutefois, *Cryptoprocta ferox* combine des caractères de Mustélidés et de Félidés. Ainsi, le condyle mandibulaire, sub-cylindrique du côté interne, prend une forme conique du côté externe. D'autre part, chez les Loutres, l'inclinaison du pilier condylien sur l'horizontale s'accroît sensiblement ce qui rappelle le dispositif observé chez les Ursidés et davantage encore chez les Pinnipèdes.

L'articulation temporo-mandibulaire des Viverridés s'apparente à celle des Félidés; toutefois, le condyle de la mandibule, sub-cylindrique, se rapproche de celui des Mustélidés.

Chez les Procyonidés, la variabilité des caractères articulaires étant tout aussi importante que celle existant au niveau des muscles et des dents, ne permet pas de définir un plan d'organisation caractéristique de la Famille. Les Ailuriués se rapprochent des Ursidés, tandis que les Procyoninés présentent des dispositions intermédiaires entre celles des Canidés et des Mustélidés.

L'articulation temporo-mandibulaire des Pinnipèdes s'apparente à celle des Carnivores terrestres mais offre chez les Otaries quelques particularités intéressant les surfaces articulaires. La fosse glénoïde, peu profonde et creusée en gouttière transversale, s'adapte régulièrement au condyle mandibulaire cylindrique. Il est, par contre, fréquent d'observer chez les Phoques et le Morse une discordance[1] entre les surfaces supérieure et inférieure. De plus, chez les Phocidés et les Odobénidés, le condyle de la mandibule, très massif, varie à la fois en forme et direction. Le pilier condylien s'incline fortement vers l'arrière, tendant même à devenir horizontal chez le Morse. Corrélativement, la surface condylienne se déplace postérieurement. Elle s'engage dans la concavité glénoïde qui regarde franchement vers l'avant.

II — SYMPHYSE MANDIBULAIRE.

Chez les Carnivores, les deux hémi-mandibules peuvent effectuer, au cours de la mastication, de légers mouvements relatifs, la symphyse ne s'ossifiant généralement pas[2]. Le terme « symphyse » ne convient d'ailleurs pas rigoureusement pour désigner cette articulation semi-mobile. Les anatomistes distinguent, en effet, deux types de symphyses: la synostose (*synostosis*), union par de la substance osseuse de deux os primitivement séparés, et la synchondrose (*synchondrosis*), union par du tissu fibreux orienté, de deux surfaces osseuses recouvertes de cartilage hyalin. La symphyse mandibulaire des Carnivores se montre, en réalité, beaucoup plus complexe que les synostoses et synchondroses proprement dites. Son nom est toutefois consacré par l'usage.

Chez le Chien, chaque hémi-mandibule s'articule avec sa symétrique dans le plan sagittal médian. Les deux surfaces articulaires, droite et gauche, grossièrement elliptiques, sont parsemées de rugosités et de dépressions, chaque saillie de l'une correspondant à un creux de l'autre. A la partie antéro-supérieure, on distingue une petite plage lisse en forme de disque ou de croissant. La parallèle au plan d'occlusion centrée passant à ce niveau, rencontre en arrière le condyle mandibulaire.

Les génio-hyoïdiens s'immiscent à l'intérieur de la symphyse et se fixent, par l'intermédiaire de fibres tendineuses, à la partie postéro-médiane des deux surfaces articulaires. Les génio-glosses entrent également en rapport avec elle : le feuillet médial naissant, à proximité de l'interligne symphysaire, sur une ligne âpre qui occupe le bord libre du corps mandibulaire, le feuillet latéral, roulé en hélice, s'attachant sur le bord postéro-inférieur symphysaire avant de rejoindre, vers le bas et l'arrière, l'insertion du feuillet médial.

Les muscles génio-hyoïdiens constituent ainsi un coin musculo-fibreux qui s'insinue entre les deux surfaces symphysaires droite et gauche, véritable coussinet amortisseur conférant à l'amphiarthrose une grande souplesse.

La symphyse est parfaitement close et entourée par une pseudo-capsule résistante dérivée du périoste (Scapino, 1965), dont la paroi linguale comprend deux couches superficielle et profonde, la première à fibres longitudinales, la seconde à fibres transversales. En arrière de la plage lisse, la couche profonde émet un trousseau fibreux qui s'engage dans l'interligne articulaire et atteint la paroi inférieure de la

1. Discordance compensée par l'épaississement du ménisque.
2. La symphyse s'ossifie chez les sujets âgés, notamment les Mustélidés.

Source : MNHN, Paris

pseudo-capsule uniquement formée de fibres transversales. Les deux plages lisses antagonistes sont reliées par un tampon fibro-cartilagineux cunéiforme, plus épais vers le haut. Ce joint fixe constitue une rotule, véritable centre de torsion autour duquel s'effectuent les légers mouvements relatifs des deux bémi-mandibules. Le reste de l'interligne articulaire est occupé par des fascicules collagènes transverses, au-dessus du pont fibro-cartilagineux, diagonaux en dessous. Ces derniers se répartissent en deux groupes, symétriques par rapport au centre symphysaire, et s'entrecroisent irrégulièrement, formant un matelas fibreux richement vascularisé et innervé.

La symphyse mandibulaire conserve la même architecture dans l'ensemble des Carnivores. Toutefois, à la différence des Canidés, chez les Félidés et les Ursidés les surfaces s'engrènent étroitement; par suite, toute torsion de l'hémi-mandibule autour d'un axe antéro-postérieur devient impossible, la mobilité dans le sens transversal subsistant seule. Dans ces conditions, le tampon fibro-cartilagineux disparaît totalement. Chez les Félidés et les Cryptoproctinés, l'emboîtement très intime des deux surfaces articulaires se fait par l'intermédiaire de lamelles papyracées, alignées longitudinalement, la ligne de suture décrivant un parcours sinueux compliqué. Chez les Ursidés et les Ailurinés, l'emboîtement est réalisé par des tubercules et épines osseux plus fortement en relief que chez les Canidés.

Chez les Hyénidés, les Viverridés et les Procyoninés, la symphyse ressemble à celle des Canidés, le tampon fibro-cartilagineux étant cependant plus réduit.

Chez les Mustélidés, notamment les Mélinés, les deux surfaces articulaires sont fréquemment soudées en plusieurs points chez l'adulte, plus ou moins synostosées chez les sujets âgés. Au contraire, chez les Otariidés et les Phocidés, la laxité symphysaire devient importante; les reliefs des surfaces articulaires s'émoussent et peuvent même s'effacer. Chez le Morse, les deux bémi-mandibules se soudent intimement.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE FONCTIONNELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

I — PRINCIPES GÉNÉRAUX DE L'ANALYSE BIO-MÉCANIQUE.

Les mots « Bio-mécanique » et « Bio-mathématique » évoquent encore, pour beaucoup de naturalistes, de longues démonstrations où les faits biologiques se dépouillent de leur contenu à mesure qu'ils se réduisent à l'austère nudité des symboles. Tout en reconnaissant que l'observation et l'expérimentation demeurent à la base des recherches biologiques, nous sommes néanmoins convaincu que les analyses mathématiques et mécaniques guident le chercheur dans le dédale des faits et lui permettent de pousser plus loin l'exploitation des résultats.

Deux méthodes différentes ont été suivies, jusqu'à présent, en Anatomie fonctionnelle. La plupart des auteurs, notamment dans les études relatives à l'appareil locomoteur, traitent conjointement, d'une manière d'ailleurs assez traditionnelle, les problèmes de Cinématique et de Dynamique. MARQUES-FEREIRA et GOVAERTS procèdent encore ainsi dans leurs travaux les plus récents. D'autres, moins nombreux, envisagent toujours séparément les questions de Cinématique et de Dynamique. A l'instar des physiologistes, ils distinguent le travail musculaire effectué en régime isotonique de celui accompli en régime isométrique. Par conséquent, s'ils emploient les mêmes méthodes que les chercheurs précédents, en ce qui concerne le *travail statique*, il n'en va plus de même pour le *travail dynamique*. Nous partagerons cette seconde façon de voir, en appliquant à l'appareil masticateur des Carnivores les méthodes d'analyse préconisées actuellement par POSSELT, CARLSÖÖ, KAWAMURA, FUJIMOTO, PIFFAULT et DUHAMEL.

***

Dans cette deuxième partie de notre exposé, nous classerons tout d'abord les mouvements mandibulaires *propres à la mastication*. Nous entreprendrons ainsi une étude de Cinématique pure, dans laquelle nous déterminerons les propriétés du mouvement *en soi*, indépendamment de ses causes. Les déplacements mandibulaires ne seront donc point déduits de telle ou telle disposition anatomique, mais simplement décrits, sans référence directe aux forces musculaires qui les engendrent. Les faits exposés constitueront, par conséquent, une second csérie d'observations réalisées à partir de techniques spéciales, inspirées de celles de la Dentisterie ou de la Prothèse.

Nous étudierons ensuite l'état d'équilibre de la mandibule, afin de déterminer les conditions dans lesquelles les effets des forces qui sollicitent la mâchoire inférieure — actions musculaires, réactions articulaires et résistances alimentaires — s'annulent.

Ayant envisagé les problèmes sous l'angle de la Cinématique et de la Statique, nous aborderons ceux posés par la préparation du bol alimentaire. En effet, la musculature masticatrice développe des contraintes supérieures à la charge de rupture des corps intercalés entre les arcades dentaires. L'étude de la mastication implique donc, non seulement l'analyse de l'équilibre de la mandibule et de ses mouvements libres, mais également celle des mouvements gênés. Dans ce cas, la résistance s'opposant aux déplacements de la mâchoire inférieure est vaincue: le corps alimentaire se déforme ou se rompt.

Ce n'est qu'après avoir envisagé ces trois points, que nous pourrons aborder le sujet sous l'angle de la Dynamique. A ce moment, et à ce moment seulement, nous reviendrons aux dispositions anatomiques, en essayant de rapporter les effets mécaniques (mouvements mandibulaires, état de repos à l'équilibre et déformations des corps alimentaires) à leurs causes : les forces musculaires.

En résumé, l'étude bio-mécanique de l'appareil masticateur des Carnivores soulève trois problèmes fondamentaux que nous envisagerons successivement :

I. — Quels mouvements la mandibule exécute-t-elle au cours de la mastication?

II. — Quelles sont les conditions d'équilibre de la mandibule lorsqu'un corps fortement comprimé entre les mâchoires interdit leur rapprochement?

III. — Quels types de déformations et de contraintes les aliments subissent-ils au cours de la mastication avant d'être déglutis?

***

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

Nous nous sommes efforcé de donner aux démonstrations toute la généralité possible, afin que le cadre théorique dans lequel s'insèrera toute application ultérieure (de Dentisterie ou de Morphologie expérimentales, par exemple) apparaisse clairement. C'est pourquoi nous avons largement utilisé le calcul vectoriel. L'emploi des vecteurs simplifie bien des exposés pour lesquels une Mécanique fondée uniquement sur le principe des leviers, développerait un appareil de démonstrations beaucoup plus lourd. Nous ne rappellerons que brièvement les notions et théorèmes fondamentaux utilisés dans nos démonstrations [1].

II — ANALYSE CINÉMATIQUE.

Description des mouvements mandibulaires.

Cuvier affirma que les Carnivores ne peuvent accomplir qu'un seul mouvement mandibulaire : le mouvement vertical de fermeture et d'ouverture de la gueule. Corrélativement, il admit l'existence de rapports étroits entre les propriétés des mouvements de mastication, la composition des régimes alimentaires et la morphologie des dents et des articulations temporo-mandibulaires. A cet égard, il écrit dans ses *Recherches sur les ossements fossiles* : « La forme de la dent entraîne la forme du condyle... tout comme l'équation d'une courbe entraîne toute ses propriétés. »

La plupart des anatomistes et physiologistes acceptèrent cette interprétation, y compris ceux qui consacrèrent le principal de leurs travaux à l'Odontologie; ainsi, Friant (1953) et Ackermann (1953) adhérèrent sans réserve à la conception de Cuvier. Parmi les nombreux auteurs qui décrivirent l'appareil masticateur des Carnivores, Lafond (1928), Becht (1953) et Scapino (1965) semblent les seuls à avoir exprimé des idées recoupant les nôtres, en soupçonnant la complexité des mouvements mandibulaires.

Admettre que la mandibule ne peut effectuer, chez les Carnivores, que des mouvements de rotation axiale bi-condylienne, c'est-à-dire tourner autour de la génératrice transversale joignant les centres des deux diarthroses temporo-mandibulaires, revient évidemment à affirmer que ces articulations fonctionnent à la manière des gonds d'une porte, la mandibule étant bloquée d'une part d'avant en arrière et réciproquement, d'autre part, de dehors en dedans et vice-versa.

Nous pensons au contraire que la mandibule peut accomplir, au cours de la mastication, deux catégories de mouvements élémentaires : des mouvements de *rotation de grande envergure*, autour de l'axe bi-condylien, et des mouvements de *translation de faible amplitude*, parallèlement à cet axe. Par surcroît, la lacération implique la combinaison de ces deux sortes de mouvements simples et s'assortit, par conséquent, de trajectoires condyliennes et dentaires hélicoïdales. La fragmentation des aliments interposés entre les arcades dentaires nécessite une mastication unilatérale et l'accomplissement de mouvements mandibulaires de latéralité. Nous estimons même que seuls les Carnivores sont capables d'exécuter des mouvements ectaux et entaux presque purs, et que tous les autres Mammifères ne peuvent, à l'encontre de l'opinion communément admise, en faire autant. Les Ruminants eux-mêmes paraissent inaptes à mouvoir aussi parfaitement leur mandibule dans le sens transversal; les prétendus mouvements de latéralité de ces Artiodactyles ne semblent, en réalité, que des déplacements diagonaux ou des excursions curvilignes excentrées admettant deux centres instantanés de rotation extra-articulaires, droit et gauche, situés très nettement au-dessus des centres géométriques des deux diarthroses temporo-mandibulaires. Ce qui caractérise la cinématique mandibulaire des Carnivores n'est point tant que ces prédateurs ne puissent accomplir uniquement des mouvements verticaux, mais plutôt qu'il leur est interdit de mouvoir la mâchoire inférieure d'avant en arrière et réciproquement, contrairement à la plupart des autres Mammifères.

L'examen attentif de la mastication chez les Carnivores familiers, ou hôtes de nos ménageries, suffit à montrer les faiblesses de la conception de la rotation pure. Ainsi, les Canidés tels le Loup, le Chien, le Dhole... parviennent à briser les os longs après avoir introduit assez profondément dans leur gueule l'une des épiphyses de ceux-ci ; à cet effet, ils appuient le plus souvent l'extrémité opposée sur le sol, en la maintenant à l'aide des pattes antérieures, et rompent la diaphyse par torsion ou par flexion. Or, on relève constamment deux faits fort intéressants au cours de cette opération : la mandibule se déporte très nettement du côté travaillant, avant que les muscles masticateurs ne se contractent énergiquement; d'autre part, afin d'éviter que l'os, en équilibre instable, ne tombe de la gueule, le prédateur effectue

1. Ces problèmes de Myologie et d'Arthrologie fonctionnelles ont fait l'objet d'une étude d'ensemble (Gaspard, 1968, *in* P.-P. Grassé, Traité de Zoologie, tome XVI).

Source : MNHN, Paris

une série de mouvements mandibulaires saccadés, dirigés vers la droite ou la gauche, afin d'assurer sa prise. Comment y parviendrait-il s'il ne pouvait déplacer sa mâchoire inférieure ectalement ou entalement?

Le Chat et les grands Félins se prêtent également à une autre observation fort instructive. En présence d'un aliment à la fois tendre et volumineux, un quartier de viande désossée par exemple, ils en saisissent une petite portion avec leurs incisives, puis tentent de l'arracher en déplaçant la tête d'un mouvement lent et régulier ou en effectuant une série de mouvements de va-et-vient assez brusques; ils s'aident en cela de leurs pattes antérieures qui, toutes griffes sorties, maintiennent fermement l'aliment sur le sol. Dès qu'un fragment a été prélevé, il est immédiatement porté par la langue entre les carnassières, à droite ou à gauche ; à ce moment, la mandibule se déplace rapidement du côté où la lacération va se produire. Il arrive aussi que le Félin procède autrement : inclinant latéralement la tête, il attaque directement le quartier de viande avec ses carnassières, puis le cisaille laborieusement; si l'on se place alors bien en face de lui, on ne manque pas de voir que la mâchoire inférieure décrit une série de boucles en forme de huit ; il ne s'agit donc nullement de simples mouvements d'abaissement ou d'élévation.

On peut encore vérifier assez facilement l'existence de mouvements mandibulaires transversaux, chez les Canidés et les Hyénidés, en leur offrant un aliment fibreux ou élastique, de la viande coriace ou des viscères par exemple. L'animal se livre alors à une véritable gymnastique et accomplit des mouvements mandibulaires comportant toujours une composante latérale ; en outre, à maintes reprises, la mâchoire inférieure marque un temps d'arrêt puis, brusquement, exécute une série de déplacements saccadés orientés franchement dans le sens transversal.

Enfin, si l'on s'adresse à des Ursidés et Procyonidés, l'Ours brun et le Coati notamment, on constate à quel point les mouvements de mastication deviennent complexes et variés chez certains Fissipèdes ; ils évoquent un peu, chez ces espèces omnivores, la circumduction mandibulaire des Primates ou des Suidés.

Bien sûr, de telles observations restent très superficielles et approximatives. Quoiqu'elles ne permettent pas de dégager les caractères essentiels de la cinématique mandibulaire chez les Carnivores, elles suffisent néanmoins à montrer ce qu'il y a de schématique et d'artificiel dans la conception de la rotation pure. Elles appellent de ce fait une analyse minutieuse de l'occlusion et de l'articulé dentaire, telle qu'on la pratique en Chirurgie dentaire.

Les résultats obtenus à partir de méthodes différentes (téléradiographie, prise d'empreintes et coulée de modèles en plâtre d'albâtre, enregistrements graphiques, cinématographie, mordus et cires d'articulé) forment un ensemble cohérent démontrant : d'une part, l'existence des mouvements de latéralité; d'autre part, la nature hélicoïde de la cinématique mandibulaire. Un premier groupe d'observations concerne les déplacements orthaux, un second groupe se rapporte aux mouvements ectaux et entaux.

Les progrès réalisés depuis une trentaine d'années en Prothèse dentaire, Parodontologie, Orthodontie et Chirurgie maxillo-faciale sont dus, en grande partie, aux perfectionnements des techniques d'enregistrement des mouvements mandibulaires humains. Ces préoccupations, d'ordre purement pratique, amenèrent les chirurgiens-dentistes à analyser minutieusement l'occlusion et l'articulé dentaires. Parmi les nombreuses techniques mises au point par les praticiens de Prothèse adjointe totale — dont la contribution a été capitale dans ce domaine — nous retiendrons : l'enregistrement graphique sur plaques enfumées (Bennet, 1908 ; Gysi, 1920-1921 ; Ackermann, 1953 ; Saizar, 1963) ; l'enregistrement à l'aide des leviers articulés et des tambours de Marey (méthode largement utilisée en U.R.S.S. et perfectionnée par Roubinov, 1965) ; la cinématographie ; la radiologie (téléradiographie, tomographie, stéréographie...) ; la cinéfluorographie avec amplification de brillance ; enfin, la méthode prothétique classique, avec ses trois temps sans cesse perfectionnés (en particulier par Devin, 1955 à 1965) : prises d'empreintes, coulées de modèles et montage en articulateur.

Ces patientes recherches aboutirent à une classification très claire et à la détermination des principales caractéristiques des mouvements mandibulaires volontaires chez l'Homme : abaissement-élévation ; propulsion-rétropulsion ; rétraction-protraction ; diductions centripète et centrifuge.

De leur côté, les parodontologistes s'appliquèrent à enregistrer les mouvements mandibulaires automatiques et réflexes en faisant appel à la stroboscopie et à la télémétrie. Les meilleurs résultats obtenus dans ce domaine sont incontestablement ceux de Kurth (1951), Jankelson (1953), Gillings (1964) et surtout Graf (1962, 1965) dont les travaux sont un modèle de précision et de rigueur.

Enfin, quelques chercheurs (Anthony, 1935 ; Stein, 1938 ; Périer, 1945 ; Ackermann, 1955 ; Gaspard, 1965) abordèrent l'étude des mouvements mandibulaires par une voie indirecte : au lieu

Source : MNHN, Paris

d'enregistrer les déplacements de la mâchoire inférieure au cours de la mastication, ils tirèrent parti de ces enregistrements naturels que représentent les stries et facettes d'usure dentaire, dont ils précisèrent la répartition et l'ordre d'apparition. Cette méthode bénéficia largement des travaux des dentistes sur le meulage sélectif.

Rien de tel n'a été entrepris chez les Mammifères jusqu'à ce jour quoique les zoologistes ne sous-estiment point l'importance de ces problèmes; ainsi, ANTHONY insista à maintes reprises sur l'intérêt de l'abrasion dentaire sans toutefois analyser le processus d'usure coronaire dans le détail.

Nous nous sommes appliqué à adapter quelques-unes des techniques ci-dessus à l'étude de la mastication des Carnivores. Plusieurs d'entre elles, notamment la télémétrie et l'enregistrement sur plaques enfumées, sont peu adaptées à l'analyse des mouvements mandibulaires chez des Mammifères aussi peu dociles que les Carnivores. Nous sommes donc loin d'avoir épuisé toutes les possibilités; de précieux résultats sont certainement à attendre de la stroboscopie et de cinéfluorographie avec amplification de brillance. Dans ce qui suit, nous ne décrirons évidemment pas dans le détail les méthodes desquelles dérivent directement les procédés que nous avons mis en œuvre ; nous préciserons cependant toujours les modifications ou les adaptations que nous avons introduites.

Indépendamment des adaptations d'ordre matériel ou expérimental, l'interprétation des résultats soulève des problèmes bio-mathématiques et bio-mécaniques. Tous les mouvements mandibulaires sont rapportés au même système de référence : le trièdre tri-rectangle d'intersection du plan sagittal médian et des plans transversal et horizontal passant par les deux centres condyliens (voir Introduction). L'interprétation des enregistrements repose sur une règle fondamentale de la Cinématique : les positions de trois points non alignés d'un solide indéformable étant définies, la position de ce solide est elle-même déterminée. La mandibule est formée de points liés les uns aux autres. Cette liaison statique entre les divers points mandibulaires entraîne une liaison cinématique entre les trajectoires et les lois de mouvement de ces divers points. Lorsque la mandibule tourne autour de l'axe bi-condylien, tous les points mandibulaires décrivent des trajectoires circulaires et c'est parce que la mâchoire inférieure ne se déforme pas au cours de ce mouvement qu'il est impossible que l'un quelconque de ses points décrive une trajectoire différente d'un cercle (en projection orthogonale sur le plan sagittal médian). Si deux points mandibulaires A et B viennent se placer en α et β (évidemment tels que $\alpha\beta = AB$), la mandibule n'a pas de position déterminée puisqu'elle peut encore pivoter autour de l'axe AB. Mais si un troisième point mandibulaire C, non situé sur AB, se place en γ (évidemment tel que $\alpha\gamma = AC$ et $\beta\gamma = BC$), la position de la mandibule se trouve alors déterminée. Autrement dit, si l'on connaît les positions de trois points non alignés, on connaît la position de la mandibule ; cela est vrai à tout instant du mouvement. Nous choisirons, de préférence, des points dentaires ou osseux faciles à repérer : gonion, sommets cuspidiens, *foramina* apicaux etc., sans nous imposer trois repères constants au départ ; le choix sera uniquement dicté par les conditions d'expérience. Encore faut-il remarquer que les mouvements des trois points choisis ne peuvent être absolument quelconques. Si le point A (la pointe de la canine inférieure droite, par exemple) décrit une trajectoire $A\alpha$, celle $B\beta$ du point B (le gonion gauche, par exemple) n'est plus entièrement arbitraire puisque la distance AB doit rester constante ; quant à la trajectoire $C\gamma$ du point C (le gonion droit, par exemple), elle sera encore moins arbitraire car les distances AC et BC doivent demeurer toutes deux constantes. Une fois ces trois trajectoires fixées, celle de tout autre point x de la mandibule est entièrement déterminée ; x est *fatalement entraîné* par les trois points A, B et C, dans un mouvement où il n'a plus aucune liberté, les distances Ax, Bx et Cx étant des invariants.

Conformément aux données de la Mécanique rationnelle, la mandibule est dite « animée d'un mouvement de translation », si dans son déplacement les deux vecteurs admettant pour origine commune l'un des trois points de repère arbitrairement choisis et pour extrémités chacun des deux autres points, restent équipollents à eux-mêmes. La mandibule est dite « animée d'un mouvement de rotation » lorsque deux de ses points demeurent fixes[1]. Enfin, la mandibule est dite « animée d'un mouvement hélicoïdal » lorsque son déplacement résulte d'une rotation autour d'un axe, combinée à une translation parallèle à cet axe.

A l'inverse de la mandibule humaine, celle des Carnivores n'est pas rigoureusement identifiable à un solide invariable; elle peut, en effet, se déformer sous l'action de forces dirigées transversalement; les deux hémi-mandibules se rapprochent ou s'éloignent alors l'une de l'autre, à la faveur de la laxité symphysaire ; l'importance de ces faits apparaîtra au cours de l'analyse dynamique.

1. Dans ce cas, tous les points situés sur la droite joignant les deux points fixes A et B sont également fixes ; de plus, tout point mandibulaire x non situé sur l'axe AB décrit un arc de cercle puisque les distances séparant x de A et B devant demeurer constantes, x se trouve à la fois sur deux sphères centrées sur A et B, c'est-à-dire sur le cercle d'axe AB, intersection de ces deux sphères.

Source : MNHN, Paris

L'occlusion est représentée par toute relation de contact entre les deux arcades dentaires antagonistes. Il existe donc une infinité d'occlusions parmi lesquelles trois prennent un intérêt dominant chez les Carnivores : l'occlusion centrée, l'occlusion excentrée avec contacts simultanés au niveau des carnassières et au niveau des canines, enfin l'occlusion excentrée avec verrouillage canin.

Nous avons appliqué aux Carnivores des méthodes dérivées de celles de la Dentisterie. L'occlusion a été analysée soit *directement*, à partir de radiographies ou de moulages en plâtre tirés d'empreintes aux alginates ; soit *indirectement*, par l'intermédiaire d'occlusogrammes, c'est-à-dire après enregistrement des rapports inter-dentaires obtenu en faisant mordre l'animal sur une cire spéciale dans des conditions déterminées. Il faut opérer sur des animaux anesthésiés ou sur des cadavres frais ; il est en outre possible d'obtenir des renseignements complémentaires à partir des pièces squelettiques. Nous avons réalisé des « mordus » sur cire suivant la technique classique. Les occlusogrammes ont été examinés ensuite par transillumination. Nous avons, en outre, utilisé deux procédés originaux (étrangers à la Prothèse dentaire). Après avoir coulé les occlusogrammes dans du plâtre à modeler, nous avons examiné, sur coupes transversales, les déformations subies par la cire. Nous avons aussi employé des cires radio-opaques [1] ; dans ce cas, la transillumination a été remplacée par la prise d'un film métallographique suivant la méthode téléradiographique habituelle. Cela nous a permis d'analyser les déformations subies par la cire chez les Carnivores dont les dents jugales sont pourvues de cuspides arrondies (Ursidés, Ailurinés), qui broient leurs aliments plutôt qu'ils ne les déchiquètent. La prise d'un cliché radiographique fait ressortir les zones de compression ; en effet, aux endroits où la cire se lamine ou se comprime, l'opacité aux rayons X décroît, ce qui se traduit par une plus forte irradiation de l'émulsion sensible, c'est-à-dire un noircissement plus intense (les images obtenues par radiographie et transillumination sont en quelque sorte contraires, puisque ce qui est clair sur les unes est foncé sur les autres et réciproquement).

Nous avons pu, en conjuguant ces divers procédés, analyser les connexions interdentaires. Les résultats sont présentés à l'aide de diagrammes sur lesquels sont portés des chiffres correspondant aux points dentaires les plus caractéristiques ; ces schémas donnent les rapports fonctionnels qui s'établissent, en état d'occlusion centrée, entre les arcades antagonistes. Chaque point supérieur coïncide avec le point inférieur portant le même numéro d'ordre. Ils sont complétés par des épures superposées, déduites des cires d'occlusion et des moulages donnant les projections orthogonales des deux arcades antagonistes. Nous donnons, à titre d'exemples, deux séries de documents relatifs aux Canidés et aux Félidés. Des résultats analogues ont été obtenus chez les différents types de Carnivores (Fig. 35 et 36).

Occlusion centrée.

L'occlusion centrée correspond au maximum de points et de surfaces de contact entre les arcades dentaires antagonistes. Cette définition vaut pour l'ensemble des Mammifères. Nous prendrons comme type de description les Canidés. La mandibule se trouve parfaitement centrée : les deux condyles mandibulaires sont symétriques par rapport au plan sagittal médian ; l'espace inter-incisif inférieur et la symphyse se placent rigoureusement dans ce plan. Le blocage de la mandibule est assuré dans les deux sens de chaque direction de l'espace (longitudinale, transversale et verticale).

Dans le sens postéro-antérieur, la mandibule est immobilisée et maintenue en place par le léger chevauchement de l'arc incisif supérieur qui circonscrit l'arc inférieur (rapport de type stégodonte, différent des types labidodonte et psalidodonte) ; par la butée des canines inférieures contre les troisièmes incisives supérieures (pinces) ; par l'engrènement parfait des cuspides des mâchelières ; par la butée de M_3 contre l'angle disto-palatin de M^2.

Dans le sens antéro-postérieur, la mâchoire est immobilisée par les articulations temporo-mandibulaires, au niveau desquelles le versant postéro-interne du condyle de la mandibule s'applique contre l'apophyse post-glénoïde ; par l'engrènement des mâchelières et, accessoirement, par la butée du protoconide de P_1 contre le protocône de la carnassière supérieure. Le blocage n'est jamais assuré par les canines, entre lesquelles existe un espace étroit (deux à trois dixièmes de millimètre chez le Chien) mais constant.

Transversalement, vers la droite et vers la gauche, le blocage mandibulaire résulte principalement de l'application du versant vestibulaire de la carnassière inférieure contre la face palatine de la carnas-

1. Ces cires sont préparées extemporanément à partir de cire de Prothèse, maintenue légèrement au-dessus de son point de fusion, mélangée à l'agitateur pendant une demi-heure avec des charges pulvérulentes radio-opaques ou, mieux, avec du lipiodol.

Source : MNHN, Paris

sière supérieure, d'une part, les facettes cuspidiennes internes du paracône et du métacône de la première molaire supérieure, d'autre part ; accessoirement, par l'application du versant vestibulaire de la seconde molaire inférieure contre les facettes cuspidiennes internes du métacône de la première et du paracône de la seconde molaire supérieure ; dans une moindre mesure enfin, par l'application du versant distal du bord libre de la troisième incisive inférieure contre la face mésio-palatine de la troisième incisive supérieure.

Verticalement, la mandibule est maintenue en occlusion par la contraction légère des muscles masticateurs, en régime isométrique. Elle est bloquée vers le haut par les articulations temporo-mandibulaires, les surfaces articulaires temporales s'opposant à l'ascension des condyles ; par les surfaces triturantes des dents jugales, le talonide de la carnassière inférieure s'engrenant avec le protocône, l'hypocône et le métaconule de M^1, tandis que M_2 et M_3 viennent buter contre M^2. Au niveau des dents labiales, l'arc incisif supérieur interdit tout dépassement dans le sens vertical, non seulement aux incisives inférieures mais aussi à la canine inférieure qui s'articule, par son bord médial, avec l'arête distale de la troisième incisive supérieure.

La détermination des rapports d'occlusion centrée amène des remarques d'ordre fonctionnel d'un grand intérêt pour les expérimentateurs. Il n'existe, chez le Chien, aucune possibilité de rétraction, aucun mouvement vers l'arrière comparable à ce que Saizar a décrit chez l'Homme sous le nom de mouvement rétrusif, ni, par conséquent, de protraction ou protrusion. Il n'existe pas non plus de propulsion ou de rétropulsion. Cela signifie que, non seulement la mandibule ne peut accomplir de déplacements en avant de la position d'occlusion centrée au cours de la mastication (lorsque les muscles masticateurs travaillent en combinant les contractions de types isométrique et isotonique), mais ne peut non plus se porter vers l'arrière à partir de cette même position d'occlusion. Par conséquent, chez le Chien, contrairement à ce que l'on observe chez l'Homme (et la plupart des Simiens), l'occlusion centrée correspond à la fois à la position la plus postérieure et la plus haute des condyles mandibulaires dans les glènes temporales. En somme, l'occlusion rétrusive terminale forcée et l'occlusion centrée coïncident toutes deux en relation centrée des mâchoires.

Au cours de la déglutition, la mandibule se solidarise au massif facial par suite de la contraction isométrique des muscles masticateurs (ce qui permet aux sus-hyoïdiens d'élever l'hyoïde et, par suite, les cartilages laryngés); à ce moment, les arcades dentaires se trouvent en état d'occlusion centrée. Par conséquent, l'occlusion « habituelle » des parodontologistes et l'occlusion centrée coïncident également.

Ces deux faits sont fort importants à considérer en Dentisterie expérimentale car ils limitent la portée des extrapolations du Chien de laboratoire à l'Homme.

Ce n'est que chez les Chiens âgés, à denture fortement abrasée, qu'une légère excursion postéro-antérieure, et vice-versa, devient possible, tandis que chez l'Homme, quel que soit le degré d'usure des cuspides, la rétraction est toujours permise et l'occlusion centrée (réalisée lors de la déglutition) diffère de l'occlusion habituelle.

Occlusions excentrées et articulé dentaire.

Transversalement, à partir de la position d'occlusion centrée, de petits déplacements peuvent se réaliser *sans abolition des contacts inter-dentaires*. Leur amplitude est de un à trois dixièmes de millimètre au niveau des canines (les crocs peuvent alors entrer en contact) et de un à deux millimètres au niveau des dents jugales. On peut être surpris de trouver un plus grand débattement au niveau des molaires que des canines; nous verrons, par la suite, que cela résulte du jeu relatif des deux hémimandibules à la faveur de la laxité symphysaire.

Dès que l'ouverture buccale s'amorce, les dents se désengrènent ; c'est ce qui se produit lors du bâillement ou chaque fois que l'animal s'apprête à mordre. Il s'agit d'un mouvement simple, de grande amplitude, au cours duquel les dents perdent tous contacts. A l'ouverture succède la fermeture ; deux éventualités sont alors possibles : ou bien la mandibule retourne à la position initiale en parcourant exactement le trajet inverse du chemin d'ouverture ; ou bien, elle se porte légèrement soit à droite, soit à gauche, au fur et à mesure qu'elle s'élève. Dans le premier cas, les dents inférieures n'entrent en contact avec leurs antagonistes qu'au terme du mouvement, lorsque s'établit l'occlusion centrée. L'élévation mandibulaire ne s'accompagne d'aucun frottement interdentaire. Par contre, dans la seconde éventualité, des frottements se produisent, d'*un seul côté*, entre des points dentaires bien déterminés, situés du côté vers lequel la mandibule dévie. De l'autre côté, les dents restent distantes les unes des autres, du début à la fin de l'élévation. Ce mouvement dissymétrique, de nature hélicoïdale, se décompose alors en deux mouvements élémentaires : une rotation autour de l'axe bi-condylien et une

Source : MNHN, Paris

translation admettant pour génératrice l'axe bi-condylien lui-même. Corrélativement, les divers points du condyle mandibulaire ne décrivent plus des arcs de cercles concentriques à l'axe de rotation, mais des hélices enroulées autour d'un cylindre axé sur la génératrice joignant les deux centres condyliens droit et gauche. Les dents inférieures engendrent également des hélices en entrant progressivement en rapport avec leurs antagonistes. Trois étapes sont particulièrement intéressantes à considérer au cours de ce déplacement orthal :

— l'occlusion excentrée avec contact entre les deux carnassières antagonistes situées du côté travaillant ;

— l'occlusion excentrée avec contact entre les deux carnassières et verrouillage canin ;

— l'occlusion excentrée avec contact au niveau des carnassières et double verrouillage antérieur, canin et incisif (entre les troisièmes incisives situées du côté travaillant).

Il convient enfin de bien remarquer que, du côté balançant, l'inocclusion demeure constante.

L'établissement de tels contacts uni-latéraux témoigne fortement en faveur de l'existence de mouvements mandibulaires de latéralité et infirme la conception de la rotation pure.

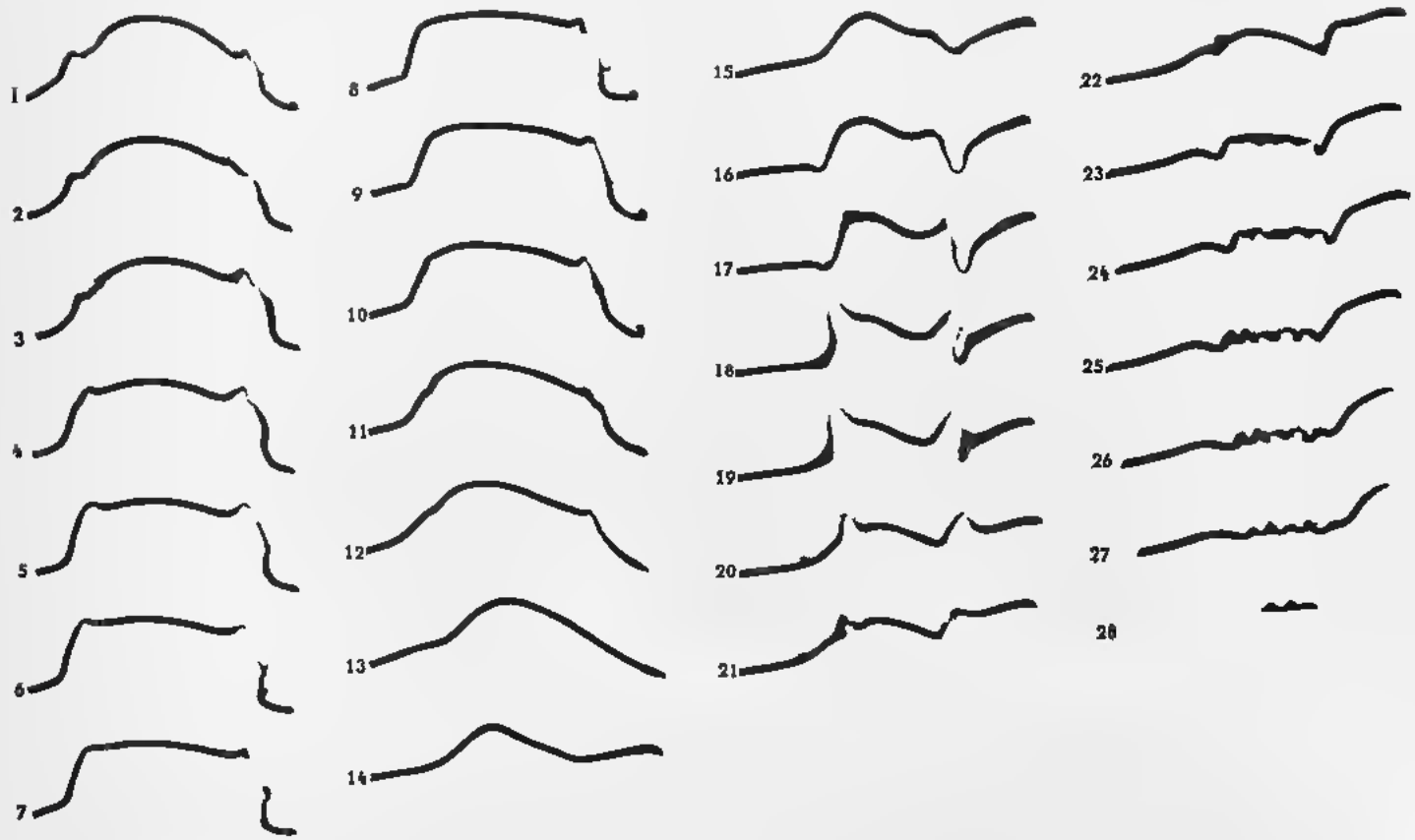


FIG. 35. — *Série de coupes frontales obtenues à partir d'un mordu sur cire (Chien).*

Côté travaillant, à droite ; côté balançant, à gauche. Occlusion excentrée avec verrouillage canin. La cire, primitivement en forme de demi-cylindre, a été incluse dans du plâtre de Paris. L'asymétrie des deux moitiés droite et gauche, notamment au niveau des carnassières et des canines, montre nettement la simultanéité, au cours de la mastication, du mouvement de rotation axiale bicondylienne et du mouvement de translation rectiligne transversale. La cire n'est cisaillée, en effet, que d'un seul côté. En outre, sauf à l'aplomb des troisièmes monophysaires inférieures, elle perd son dessin circulaire d'origine par suite des tensions transversales développées en même temps que les tensions verticales, lors du rapprochement des mâchoires.

1, M^1/M_1 ; 2, protocône de M^2/hypoconide de M_2 ; 3, métaconule et hypocône de M^1/hypoconide et entoconide de M_1 ; 4, protoconule et protocône de M^1/hypoconide et entoconide de M_1 ; 5, espace interproximal P^4-M^1/métaconide de M_1 ; 6, *cingulum* de P^4/protoconide de M_1 ; 7, métastyle de P^4/protoconide de M_1 ; 8, paracône de P^4/protoconide de M_1 ; 9, protocône de P^4/paraconide de M_1 ; 10, espace interproximal P^3-P^4/paraconide de P_4 ; 11, métacône de P^3/paraconide de P_4 ; 12, protocône de P^3/paraconide de P_4 ; 13, espace interproximal P^2-P^3/protoconide de P_3 ; 14, espace interproximal P^1-P^2/protoconide de P_2 ; 15, C-P^1/P_1 ; 16, canine supérieure ; 17, espace inter-canin ; 18, espace inter-canin ; 19, canine inférieure ; 20, I^3/C inférieure ; 21, I^3/C inférieure-I_3 ; 22, I^3/I_3 ; 23, 24, 25, 26 et 27, I^3-I^2-I^1/I_3-I_2-I_1 ; 28, I^1-I^2/I_2-I_1.

Source : MNHN, Paris

*
* *

On retrouve, dans leurs grandes lignes, chez la majorité des Fissipèdes, les mêmes rapports d'occlusion que chez le Chien. Les différences résultent des modifications de la hauteur d'engrenure, des variations de la morphologie des faces occlusales, et du nombre des dents jugales (les figures 35 et 36 récapitulent les diverses positions particulières). Par suite de la régression dentaire importante présentée par les Pinnipèdes, l'occlusion et l'articulé posent des problèmes spéciaux qui seront analysés plus loin.

En résumé, chez les Fissipèdes, la mandibule peut entretenir, par l'intermédiaire des dents, trois types de rapports avec la mâchoire supérieure :

— une relation centrée, unique, correspondant à l'état d'occlusion centrée ;

— une infinité de relations excentrées correspondant à l'établissement de contacts inter-dentaires du côté droit et à l'écartement des hémi-arcades gauches ;

— une infinité de relations excentrées à gauche, symétriques des précédentes par rapport au plan sagittal médian.

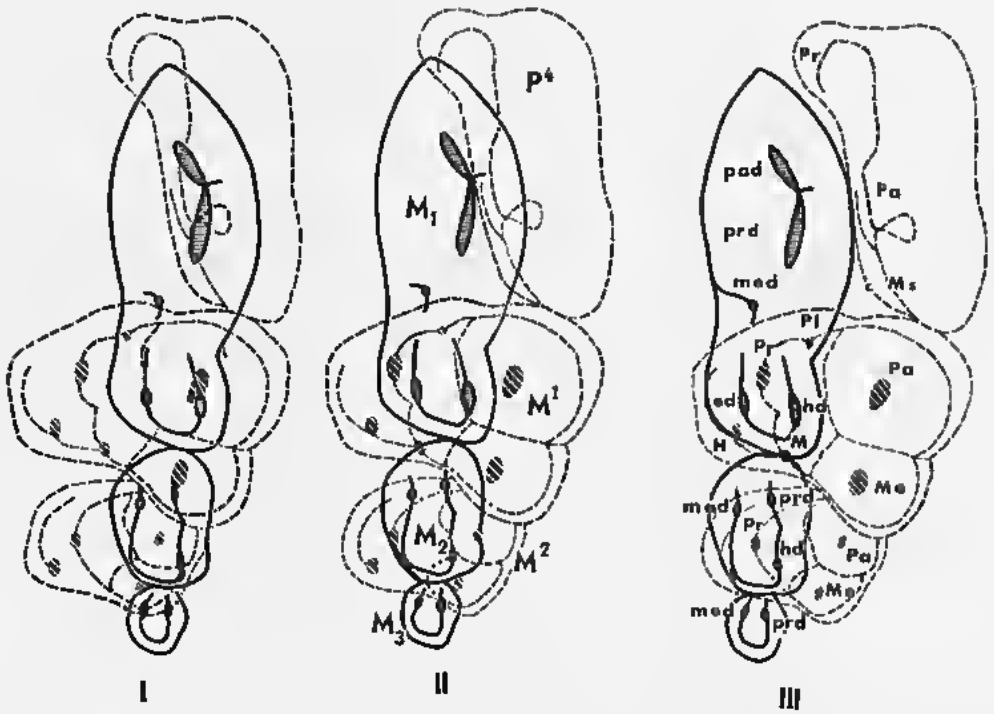


FIG. 36. — *Rapports interdentaires au cours de la mastication* (chez le Loup).

P^4-M^1-M^2 et M_1-M_2-M_3, dents jugales travaillantes.

I, alignement des biseaux des lamelles des carnassières supérieure et inférieure à l'instant où le sommet du protoconide de la carnassière inférieure entre en contact avec le paracône de M^1. II, glissement du versant vestibulaire du trigonide de la carnassière inférieure contre le versant palatin de la lamelle de la carnassière supérieure. III, rapports en état d'occlusion centrée.

En même temps qu'elle s'élève, l'hémi-mandibule travaillante se déplace entalement : P^4, M^1 et M^2 : quatrième prémolaire (carnassière), première et seconde molaire supérieures ; M_1, M_2 et M_3, première (carnassière), deuxième et troisième molaires inférieures ; *c*, *cingulum*.

Cuspides supérieures : H, hypocône ; M, métaconule ; Me, métacône ; Ms, métastyle ; Pa, paracône ; Pl, protoconule ; Pr, protocône. *Cuspides inférieures : ed*, entoconide ; *hd*, hypoconide ; *med*, métaconide ; *pad*, paraconide ; *prd*, protoconide.

Il existe donc, en réalité, deux articulés, un droit et un gauche, chez les Carnivores; la mandibule ne peut passer d'une occlusion excentrée à sa symétrique de l'autre côté qu'en retournant à la position d'occlusion centrée, ou bien en effectuant une translation frontale. Une telle disjonction, dans l'espace et dans le temps, de l'articulé dentaire implique l'existence de déplacements ectaux et rntaux ; la conception de la rotation pure, exigeant l'existence d'un articulé unique (comme chez les Insectivores et les Primates) ne s'accorde pas avec les faits.

Source : MNHN, Paris

III — CONDITIONS D'ÉQUILIBRE DE LA MANDIBULE LORS DE L'ACCOMPLISSEMENT D'UN TRAVAIL STATIQUE.

Il existe deux types différents d'équilibre physiologique de la mandibule : l'équilibre statique « en position de repos » et en état d'inocclusion dentaire, et l'équilibre dynamique en état d'occlusion directe ou indirecte (par l'intermédiaire du corps alimentaire comprimé entre les arcades antagonistes), résultant de la contraction isométrique énergique des muscles masticateurs.

L'équilibre mandibulaire en état d'inocclusion a fait l'objet de nombreux travaux (Szentagothai, 1948 ; Carlsoo, 1952 ; Pruzansky, 1952 ; Jarabak, 1954 ; Hugelin et Bonvallet, 1956 ; Miura, 1956 ; Langley et Cheraskin, 1956 ; Kawamura et Fujimoto, 1957 ; Kamiyama, 1959 ; Jerge, 1962 ; Kawamura, 1963 ; Cimasoni, 1965). Il ne pose plus actuellement de problèmes importants.

L'équilibre mandibulaire dynamique reste, par contre, à l'étude et n'est pas encore expliqué. Les problèmes qu'il soulève ne peuvent être, en effet, abordés d'emblée par la voie physiologique ; une analyse bio-mécanique préalable s'impose. L'objet de ce chapitre est justement de rechercher, dans le cas particulier des Carnivores, les conditions de cet état d'équilibre mandibulaire, c'est-à-dire de déterminer et d'analyser les systèmes vectoriels représentant les forces mises en jeu et s'exerçant sur la mâchoire inférieure pour l'établir.

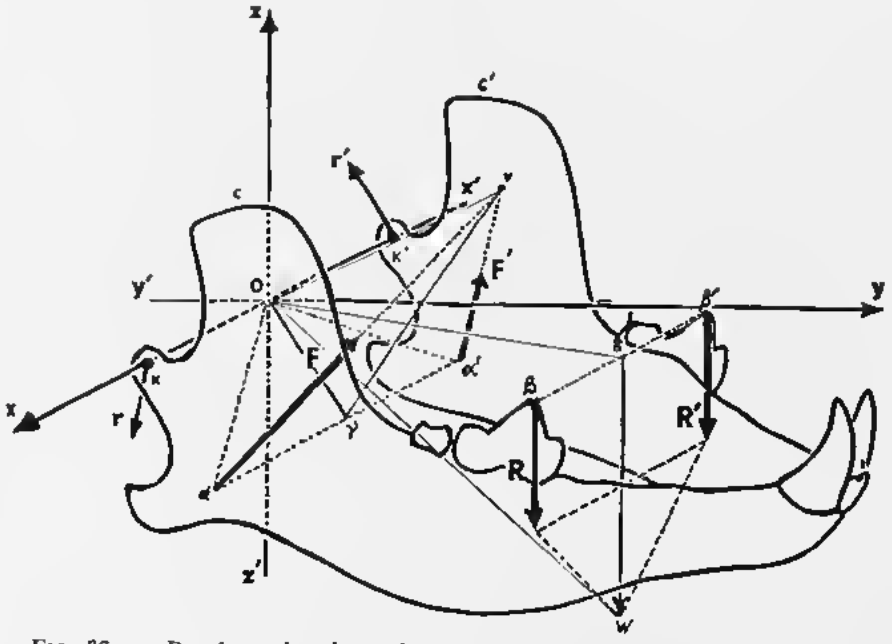


Fig. 37. — *Représentation des actions et réactions appliquées à la mandibule.*
$\overrightarrow{x'x}$, axe des abscisses, figurant également l'axe bi-condylien de rotation de la Cinématique et la ligne de terre de la géométrie descriptive. $\overrightarrow{y'y}$, axe des ordonnées contenu dans le plan sagittal médian et parallèle au plan d'occlusion centrée. $\overrightarrow{z'z}$, axe des cotes, perpendiculaire en O, origine du système de références, aux deux axes précédents. K, centre condylien situé du côté travaillant ; K', centre condylien situé du côté balançant. F, résultante des forces musculaires développées du côté travaillant par la musculature masticatrice. F', résultante des forces développées du côté balançant. R et R', résistances alimentaires. r et r', réactions articulaires. α et α', points d'application de F et F'. β et β', points d'application de R et R'. $\overrightarrow{\gamma v} = \overrightarrow{F} + \overrightarrow{F'}$ $\overrightarrow{\delta w} = R + R'$. (C et C', sommets coronoïdiens ; I, *dentale* de Török).

Si nous appliquons aux mâchoires, le principe fondamental de la Dynamique, nous pouvons dire : la mandibule est en équilibre lorsque la résultante des forces qui lui sont appliquées ainsi que leur moment résultant sont nuls.

Deux sortes de forces sollicitent la mandibule : des *forces directement appliquées*, développées par la musculature masticatrice ; elles équivalent aux *actions* des mécaniciens ; des *forces de contact* que nous réduirons, en chaque point de contact, à une force unique nommée *réaction* ou *résistance* en Mécanique rationnelle ; il existe une réaction condylienne droite, une réaction condylienne gauche, et, suivant que la mastication est uni- ou bi-latérale, une ou deux résistances alimentaires (Fig. 37).

Source : MNHN, Paris

Les mécaniciens insistent sur la différence entre ces deux types de forces, de contact et directement appliquées. En effet, tandis que ces dernières sont *totalement déterminées*, les réactions sont *partiellement indéterminées* puisque chacune d'elles est seulement assujettie à être portée par la perpendiculaire au plan tangent au point de contact, lorsque le solide est libre, ou bien encore à être située à l'intérieur d'un cône de révolution dont l'angle solide au sommet présente un maximum (fonction du frottement), lorsque le solide est gêné. Cette remarque capitale nous conduit à écarter de la démonstration qui va suivre, le cas où la mandibule se trouve en contact avec des corps très déformables, ce qui revient à se placer uniquement dans l'une des trois conditions suivantes :

— les mâchoires exercent leur emprise sur un corps alimentaire qui résiste à la déformation en raison de sa grande dureté, de sa limite élastique élevée, de sa résistance à la fatigue due aux sollicitations dynamiques vibratoires ou enfin de sa faible résilience ;

— les mâchoires se serrent, à vide, en état d'intercuspidation parfaite ;

— les mâchoires compriment un aliment plastique d'épaisseur négligeable ; dans ce cas particulier, comme l'a déjà remarqué DEVIN (1959) chez l'Homme, le principe de PASCAL devient applicable puisque le corps alimentaire acquiert les propriétés d'un fluide.

Dans ces conditions, et dans ces conditions seulement, les points et surfaces de contact sont aptes à supporter des efforts illimités (théoriquement), ce qui permet d'étendre aux mâchoires le « principe de l'égalité de l'action et de la réaction ». Deux corollaires en découlent immédiatement :

Premier corollaire : la mandibule possède les propriétés d'un solide gêné sans frottement. En effet, la résistance alimentaire étant dirigée perpendiculairement au plan d'occlusion et le corps mastiqué étant soit indéformable et solide, soit fluide et incompressible, les frottements deviennent négligeables au niveau des dents. En outre, les articulations temporo-mandibulaires, dans ces conditions particulières [1], deviennent comparables au système « gond-charnière » des mécaniciens, aucun frottement ne se produisant à leur niveau. Cela revient à dire que les réactions articulaires sont normales aux plans tangents aux surfaces de contact. WINKLER (1922), en admettant que les forces musculaires et les réactions possèdent une résultante *verticale* (orthogonale à la ligne de terre du système de référence) appliquée sur la mandibule elle-même, a pu décomposer cette résultante et calculer les réactions condyliennes. GYSI (1921) et ACKERMANN (1953 et 1964) en supposant au départ que toutes les forces élémentaires étaient verticales, se sont fondés sur un système d'actions à supports parallèles, ce qui est tout aussi arbitraire. Contrairement à la plupart des bio-mécaniciens qui traitèrent ce sujet, nous pensons que, quelle que soit l'espèce mammalienne que l'on considère (Homme compris), les actions musculaires, les réactions articulaires et la ou les résistances alimentaires forment toujours un système de forces gauches *équivalent*, par conséquent, *à une force et à un couple*.

Second corollaire : le travail musculaire s'effectuant en régime isométrique pur, tend à son maximum. Or, l'électrophysiologie enseigne que, dans de telles conditions, tous les faisceaux massétérins, temporaux et ptérygoïdiens se contractent simultanément, tandis que leurs antagonistes sont inhibés. Le système des forces directement appliquées à la mandibule comprend donc les actions développées *à droite et à gauche* par les divers chefs contractiles d'innervation trigéminale, ventre antérieur du digastrique et mylo-hyoïdien exceptés [2]. Aucun jeu différentiel n'intervenant, le problème de la détermination des conditions de l'équilibre mandibulaire admet une solution et une seule. Nous nous trouvons donc dans les mêmes conditions bio-mécaniques que chez les autres Mammifères, y compris ceux qui pratiquent la circumduction mandibulaire comme les Primates et l'Homme. L'analyse dynamique ne révèle ainsi aucune différence fondamentale chez les Euthériens et Métathériens en ce qui concerne les conditions de l'équilibre de la mâchoire inférieure en état d'intercuspidation forcée. Les différences apparaissent seulement au cours de la mastication, lorsque l'isométrie se combine à l'isotonie (incision et trituration), ou bien encore lorsque les contractions s'effectuent en isotonie pure (déplacements mandibulaires à vide). Il n'est donc nullement paradoxal de faire appel à des démonstrations analogues pour déterminer les conditions d'équilibre mandibulaire chez les Carnivores et l'Homme [3]. Par contre, c'est une véritable défaillance méthodologique d'utiliser, comme on le fait souvent, les mêmes méthodes

1. Dans ces conditions, la mandibule est non seulement bloquée d'avant en arrière et réciproquement, mais aussi transversalement, par suite de l'engrènement dentaire ou de l'immobilisation par ancrage sur le corps interposé entre les arcades.

2. Ces deux muscles satisfont ainsi à la loi d'inhibition réciproque des antagonistes de SHERRINGTON et WACHHOLDER, comme l'a établi ROUBINOV (1965).

3. Fait de la plus grande importance en Prothèse et Orthodontie expérimentales.

Source : MNHN, Paris

d'analyse pour interpréter la fonction masticatrice de ces deux types mammaliens irréductibles. La raison nous en apparaît très clairement : chez les Carnivores, dès que la mandibule s'abaisse, les deux diarthroses se trouvent soudain débloquées dans le sens transversal. Chaque articulation temporo-mandibulaire devient un système bivalent *arthrodie-ginglyme*, équivalent du système « gond charnière » pour les mouvements de rotation axiale bi-condylienne et du système « glissière rectiligne » pour les mouvements de translation transversale. Le mouvement résultant est, par conséquent, hélicoïdal, mais, comme la rotation domine toujours la translation, le jeu différentiel des deux articulations temporo-méniscale et ménisco-mandibulaire paraît fort réduit.

Contrairement aux conditions rencontrées chez les Carnivores, chez la plupart des Mammifères, notamment les Primates et particulièrement l'Homme, au cours de l'abaissement mandibulaire, l'articulation ménisco-temporale fonctionne comme une arthrodie, tandis que la ménisco-mandibulaire se comporte comme un ginglyme. Il ne s'agit donc plus, dans ce cas, d'une simple rotation, mais d'un roulement qui dans les conditions les plus simples — roulement sans glissement de BERNOUILLI — est caractérisé par le fait que le vertex de la surface condylienne mandibulaire ne décrit pas un arc de cercle, mais soit un segment curviligne de cycloïde lorsque le roulement s'effectue suivant une trajectoire rectiligne, soit un segment curviligne d'épicycloïde lorsque le glissement s'effectue suivant un cercle et extérieurement à ce cercle (c'est-à-dire, plus simplement, lorsque la surface articulaire temporale est convexe), soit enfin un segment d'hypocycloïde lorsque le glissement s'effectue suivant un cercle, intérieurement à ce cercle (surface articulaire temporale concave). Ces faits, d'une grande portée en Anatomie fonctionnelle générale, seront commentés dans la troisième partie (voir le chapitre : Discussion).

Chez les Carnivores, dans le cas de la mastication unilatérale, n'existe qu'une seule résistance alimentaire, donc une seule réaction au niveau des arcades dentaires, tandis que dans la mastication bilatérale, il en existe deux. L'équilibre de la mandibule sera réalisé lorsque le système des forces qui lui sont directement appliquées équivaudra à une force perpendiculaire au plan déterminé par les trois (mastication unilatérale) ou quatre (mastication bilatérale) points de contact et que, de plus, son support coupera ce plan à l'intérieur du polygone de sustentation (polygone convexe contenant tous les points d'application).

Nous rapporterons tous les vecteurs-forces au système de référence défini dans l'Introduction. Les bio-mécaniciens utilisent, pour la plupart, le système de GYSI dans lequel le point origine répond au centre condylien situé du côté travaillant. Toutefois, PIFFAULT et DUHAMEL (1963) choisissent, comme nous, un point origine situé au milieu du segment intercondylien. Cela conduit aux démonstrations les plus simples et facilite grandement les discussions. Les bio-mécaniciens qui utilisent encore le système de GYSI pourront, sans peine, à partir d'une simple translation dans l'espace, déterminer les cotes correspondant aux nôtres dans leur propre système; les relations algébriques diffèreront, mais les conclusions demeureront évidemment les mêmes.

Nous envisagerons successivement la mastication unilatérale, modalité courante chez les Carnivores, puis la mastication bilatérale, beaucoup plus rare. Nous analyserons les conditions de l'équilibre mandibulaire chez le Chien et signalerons au passage les particularités offertes par les autres Fissipèdes.

A — MASTICATION UNILATÉRALE.

PROPRIÉTÉS DES FORCES DIRECTEMENT APPLIQUÉES.

1° FORCES MUSCULAIRES DÉVELOPPÉES DU COTÉ TRAVAILLANT.

CLASSIFICATION DES FORCES :

Les forces musculaires développées du côté travaillant et directement appliquées à la mandibule se réduisent à onze actions élémentaires, chez le Chien, symbolisées $\vec{F}_1$, $\vec{F}_2$ ... $\vec{F}_{11}$.

* Force $\vec{F}_1$, développée par le *masseter superficialis*, et dont le support est orienté de bas en haut, de dedans en dehors et d'arrière en avant.
* Force $\vec{F}_2$, développée par le *masseter intermedius*, et dirigée verticalement.
* Force $\vec{F}_3$, développée par le *masseter profundus pars anterior*, le *maxillo-mandibularis* et la *pars orbitalis* du temporal. Il s'agit, en réalité, de la résultante des forces élémentaires exercées par ces trois faisceaux. Son support peut être considéré comme perpendiculaire au plan d'occlusion cen-

Source : MNHN, Paris

trée puisque d'une part, l'inclinaison vers l'arrière du *maxillo-mandibularis* se trouve compensée par l'inclinaison vers l'avant de la *pars orbitalis* du temporal, d'autre part parce que cette génératrice coïncide avec la bissectrice de l'angle formé, dans le plan transversal, par le *masseter profundus pars anterior* et le *maxillo-mandibularis* (en dehors) et la *pars orbitalis* (en dedans).

* Force $\vec{F_4}$, développée par le *masseter profundus pars posterior*, orientée d'avant en arrière et de bas en haut.
* Force $\vec{F_5}$, développée par le *zygomatico-mandibularis* et nettement orientée d'avant en arrière.
* Forces $\vec{F_6}$, $\vec{F_7}$ et $\vec{F_8}$, développées par la *pars temporalis*, toutes trois légèrement obliques de dehors en dedans, de bas en haut, et respectivement verticale ($\vec{F_6}$), oblique vers l'arrière ($\vec{F_7}$) et très nettement dirigée postérieurement ($\vec{F_8}$). Il s'agit des forces élémentaires déployées par « l'éventail temporal » dont les proportions respectives dépendent évidemment du degré d'ouverture et de l'orientation de ce penne centré sur le coroné.
* Force $\vec{F_9}$, développée par les fibres de la moitié supérieure du ptérygoïdien médial ; le support de $\vec{F_9}$ se situe, en général, dans le plan transversal perpendiculaire au plan d'occlusion centrée et tangent au bord postérieur de l'apophyse coronoïde ; il se dirige obliquement de dehors en dedans et de bas en haut.
* Force $\vec{F_{10}}$, développée par les fibres de la moitié antérieure du ptérygoïdien médial (chef sous-orbitaire), très nettement oblique par rapport aux trois axes orthogonaux du trièdre de référence, puisque sa génératrice s'oriente à la fois de bas en haut, d'arrière en avant et de dehors en dedans.
* Force $\vec{F_{11}}$, développée par le ptérygoïdien latéral et nettement transversale. Cette force peut se scinder en deux forces, $\vec{F_{11}'}$ et $\vec{F_{11}''}$, chez les Carnivores de grande taille affirmant la fonction broyeuse (Ursidés et Panda géant, par exemple).

La difficulté du problème que nous devons résoudre tient essentiellement au nombre élevé des vecteurs-forces à considérer : onze au minimum, ce qui représente, du point de vue analytique, trente-trois vecteurs élémentaires (après décomposition de chaque force dans les trois dimensions de l'espace) ; chacun de ces onze êtres rationnels fictifs représente, dans son entité, la force développée par un faisceau contractile, caractérisée par : un point d'application (ou origine), une direction (définie à partir de trois angles), dans cette direction un sens (positif ou négatif) et enfin une intensité (exprimée par le module du vecteur-glissant) ; le nombre des paramètres se trouve donc, du même coup, encore multiplié par quatre.

COORDONNÉES DES POINTS D'APPLICATION DES ONZE FORCES ÉLÉMENTAIRES :

* Force $\vec{F_1}$. Son point d'application α_1 possède les cordonnées (α_1,x), (α_1,y) et (α_1,z) sur $\vec{x'x}$, $\vec{y'y}$, et $\vec{z'z}$. On peut le situer avec une bonne approximation au sommet de l'apophyse angulaire (gonion).

  Par conséquent :

  $(\alpha_1,x) > 0$, puisque α_1 se trouve du côté travaillant ; cette abscisse, égale à la demi-distance séparant les gonions droit et gauche, est voisine, chez la majorité des Carnivores, d'un demi-diamètre bi-condylien : KK′/2 ; donc $(\alpha_1,x) \sim a$, a désignant la demi-distance séparant les deux condyles.

  $(\alpha_1,y) \sim 0$, puisque α_1 est pratiquement à l'aplomb du point condylien K lorsque les arcades dentaires sont en état d'engrènement serré. Nous serons, par conséquent, en droit de négliger ce facteur dans les démonstrations.

  $(\alpha_1,z) < 0$, puisque α_1 est au-dessous de l'axe bi-condylien, c'est-à-dire du côté des valeurs négatives de l'axe $\vec{z'z}$; (α_1,z) est pratiquement égal à la distance séparant le centre de l'articulation temporo-mandibulaire du gonion.
* Force $\vec{F_2}$. Son point d'application α_2 possède les coordonnées (α_2,x), (α_2,y) et (α_2,z) sur $\vec{x'x}$, $\vec{y'y}$ et $\vec{z'z}$. Il se situe à peu près au milieu de la crête diagonale ; par suite :

  $(\alpha_2,x) > 0$, avec $(\alpha_2,x) \leqslant a$.

  $(\alpha_2,y) > 0$, puisque α_2 se trouve en avant du plan perpendiculaire abaissé des deux points condyliens K et K′ sur le plan d'occlusion centrée. Cette ordonnée est voisine, chez les Carnivores, d'un demi-diamètre antéro-postérieur de la branche montante mandibulaire.

  $(\alpha_2,z) \leqslant 0$ et pratiquement égal à (α_1,z).

Source : MNHN, Paris

* Force $\vec{F_3}$. Son point d'application α_3 est coordonné : (α_3,x), (α_3,y) et (α_3,z). Cette force s'applique au sommet de l'angle formé par le bord antérieur de la branche montante et le bord supérieur du corps de la mandibule. Elle avoisine, par conséquent, le trigone rétro-molaire; par suite :

$(\alpha_3,x) > 0$, cette abscisse est pratiquement égale à la demi-distance séparant les deux dernières monophysaires inférieures (demi-base du triangle d'occlusion).

$(\alpha_3,y) > 0$; comme α_3 se trouve à la limite de la branche montante et du corps mandibulaire :

$$(\alpha_3,y) \sim 2\,(\alpha_2,y).$$

$(\alpha_3,z) < 0$, prend une valeur voisiue de la moitié des cotes correspondantes de α_1 et de α_2 :

$$(\alpha_3,z) \sim \frac{(\alpha_1,z)}{2} \sim \frac{(\alpha_2,z)}{2}.$$

* Force $\vec{F_4}$. La *pars posterior* du *masseter profundus*, qui emplit toujours la fosse massétérine, a la forme d'un tronc de cône ou d'un trapézoïde (à grande base mandibulaire), oblique d'avant en arrière, de bas en haut et légèrement de dedans en dehors. La force $\vec{F_4}$ s'oriente de semblable manière et s'applique au centre de la fosse massétérine en un point α_1 coordonné (α_1,x), (α_1,y) et (α_1,z). Par conséquent :

$$(\alpha_4,x) \sim (\alpha_1,x)$$
$$(\alpha_4,y) \sim (\alpha_2,y).$$
$$(\alpha_4,z) \sim \frac{(\alpha_1,z)}{2}$$

et par suite :

$$(\alpha_4,z) \sim a.$$

* Force $\vec{F_5}$. La ligne d'insertion du zygomatico-mandibulaire s'étendant du trigone rétro-molaire au sommet coronoïdien, le point d'application α_3 peut être situé au centre de cette attache osseuse, c'est-à-dire au niveau du bord antérieur de la branche montante, en regard du milieu de l'arcade zygomatique. Dans ces conditions, les coordonnées de α_5 sur $\vec{x'x}$, $\vec{y'y}$, et $\vec{z'z}$ présentent les caractéristiques suivantes :

$(\alpha_2,x) > 0$ et voisin de (α_1,x) ; donc $(\alpha_2,x) \sim a$.

$(\alpha_2,y) \sim 0$ et pratiquement égal à la moitié de (α_2,y).

(α_2,z) est légèrement positif puisque α_2 se situe au-dessous du plan parallèle au plan d'occlusion centrée passant par K et K'.

* Forces $\vec{F_6}$, $\vec{F_7}$ et $\vec{F_8}$. Les fibres du temporal transmettent les forces qu'elles développent à l'aponévrose intra-musculaire, laquelle s'attache à l'apophyse coronoïde. Les trois points d'application α_1, α_2 et α_3 peuvent être amenés en coïncidence avec le sommet coronoïdien C coordonné : (α_c,x), (α_c,y) et (α_c,z).

$(\alpha_c,z) > 0$, en général supérieur à a.

$(\alpha_c,y) > 0$, puisque le sommet coronoïdien est situé légèrement en avant de la verticale passant par le point condylien K. Chez un grand nombre de Fissipèdes, cette ordonnée faiblement positive, tend à s'annuler. On peut donc écrire : $(\alpha_c,y) \to 0$.

$(\alpha_c,x) > 0$, est pratiquement égal, en *valeur absolue*, à (α_1,z) ; par conséquent :

$$(\alpha_c,z) \gtrsim -(\alpha_1,z) \qquad \text{et} \qquad (\alpha_c,z) \gtrsim -(\alpha_2,z).$$

* Force $\vec{F_9}$. Cette force, développée par la portion postérieure du ptérygoïdien médial, s'exerce en grande partie sur l'apophyse angulaire. Par surcroît, en raison de la fusion fréquente de la *pars reflexa* massétérine et des fascicules charnus du ptérygoïdien médial, en arrière de la branche montante, nous sommes conduit à admettre la coïncidence des points d'application de $\vec{F_9}$ et de $\vec{F_1}$; α_9 possède donc les coordonnées : (α_1,x), (α_1,y) et (α_1,z).

* Force $\vec{F_{10}}$. Pour des raisons du même ordre que les précédentes, on peut situer les points α_{10} et α_2 au même niveau par rapport à $\vec{y'y}$ et $\vec{z'z}$. En restant dans une bonne approximation, on peut également confondre les abscisses de ces deux points ; α_{10} admet donc les coordonnées : (α_2,z), (α_2,y) et (α_2,z).

* Force $\vec{F_{11}}$. Le ptérygoïdien latéral s'insérant sur l'apopbyse condylienne elle-même, ses coordonnées sont voisines de celles du point K, c'est-à-dire du point d'application de la réaction articulaire $\vec{r}$.

Source : MNHN, Paris

En conséquence :

$(\alpha_{11},x) \lesssim a$, d'autant plus voisin de a que le diamètre transversal du condyle mandibulaire est plus faible.

$(\alpha_{11},y) \lesssim 0$, c'est-à-dire faiblement positif.

$(\alpha_{11},z) \lesssim 0$, c'est-à-dire faiblement négatif.

Direction et sens des onze forces élémentaires :

Nous avons groupé dans le tableau ci-après les angles des composantes rectangulaires (trois par force élémentaire) et le sens de chacune d'elles, chez le Chien. Ces angles ont été déterminés de trois façons : directement, en tendant des fils matérialisant les fibres moyennes de chaque faisceau, ou bien, indirectement, à partir de leurs sinus ou cosinus calculés par triangulation, ou bien encore sur un fil métallographique obtenu par téléradiographie.

Direction des vecteurs-forces élémentaires par rapport aux axes de référence chez le chien.

Forces élémentaires	Angles : axe des cotes-composante dans le plan frontal	Angles : axe des ordonnées-composante dans le plan de comparaison	Angles : axe des ordonnées-composante dans le plan sagittal
F_1	10° à 15°	5° à 10°	30° à 35°
F_2	15°	10°	40° à 45°
F_3	15° à 20°	5° à 10°	90°
F_4	15° à 20°	175° à 180°	100° à 105°
F_5	0° à 5°	180°	160° à 170°
F_6	0° à — 5°	— 90° à — 95°	90° à 95°
F_7	— 5° à — 15°	— 120° à — 135°	130° à 135°
F_8	— 5° à — 10°	— 160° à — 180°	170° à 180°
F_9	— 40° à — 45°	— 55° à — 60°	50° à 60°
F_{10}	— 15° à — 20°	— 20° à — 25°	40° à 45°
F_{11}	— 80° à — 85°	— 75° à — 80°	20° à 25°

(Pour la comparaison des valeurs angulaires chez les différents types de Carnivores, se reporter aux épures de la Fig. 54).

Intensité des forces élémentaires.

Nous ne pensons pas qu'il soit possible, dans l'état actuel des connaissances anatomiques et physiologiques, d'attribuer à la contraction d'un faisceau musculaire, situé dans son contexte [1], une intensité précise. Nous ne suivons pas les chercheurs qui estiment pouvoir déduire la puissance des muscles

1. Il n'en va évidemment pas de même pour les muscles isolés sur lesquels expérimentent habituellement les physiologistes.

Source : MNHN, Paris

de leur volume, de leur poids ou de leur épaisseur, ni les interprétations avancées par ceux qui se fondent sur les dosages de l'acétyl-cholinestérase ou la détermination du rapport entre les quantités de collagène et de mucopolysaccharides acides. Ayant exposé en détail les raisons de cette attitude (qu'adopte également GANS à partir d'arguments différents des nôtres) dans l'article « Éléments de Myologie fonctionnelle » du Traité de Zoologie de P.P. GRASSÉ (1968), nous n'aborderons pas cette analyse dans le présent travail. Il nous semble, en effet, impossible d'affecter une longueur aux différents vecteurs glissants représentant les forces masticatrices élémentaires. On ne peut donc raisonner sur les modules. Sur ce plan, notre conception diffère par conséquent radicalement de celle de SCHUMACHER qui attache une grande importance aux poids de substance contractile des différents faisceaux de la musculature masticatrice. Nous ne croyons pas que l'on soit en droit d'établir une telle correspondance bi-univoque entre le volume musculaire ou le poids de substance charnue et la force développée au cours de la contraction lorsque l'isométrie se combine à l'isotonie.

MOMENTS DES FORCES ÉLÉMENTAIRES PAR RAPPORT AU POINT ORIGINE O DU SYSTÈME DE RÉFÉRENCE.

Le calcul des moments peut être mené de deux manières conduisant *théoriquement* au même résultat. On peut rechercher, tout d'abord, le moment par rapport à O de chaque composante, et cela pour chacune des onze forces élémentaires ; puis, dans un second temps, à partir des trente-trois moments ainsi calculés, déterminer les caractéristiques du moment résultant du système des forces directement appliquées à la mandibule. On peut aussi composer préalablement toutes les forces élémentaires, puis rechercher, par rapport à O, le moment de la résultante générale des forces directement appliquées. Si, d'un point de vue strictement mathématique, ces deux méthodes sont équivalentes, il n'en va pas de même dans la pratique. Nous possédons des renseignements assez précis sur les points d'application, les directions et les sens des forces élémentaires, mais, par contre, notre connaissance de leurs intensités demeure incertaine. Nous obtiendrons donc à partir de la première méthode des renseignements intéressants sur les propriétés des vecteurs-moments, sauf en ce qui concerne les modules. La cotation fonctionnelle de GOVAERTS conduit à une valeur approchée, mais acceptable, de la résultante générale $\vec{F}$ des forces appliquées et permet d'utiliser la seconde méthode ; on peut ainsi faire ressortir d'intéressantes propriétés de l'appareil masticateur des Carnivores, sans toutefois (étant donnée l'approximation) apporter la solution aux problèmes laissés en suspens par l'opération précédente.

En définitive, nous nous proposons de donner la méthode de calcul du moment résultant à partir de chaque moment élémentaire. Dès que les physiologistes (ou les bio-chimistes) auront déterminé avec précision la part qui revient à chaque faisceau de la musculature masticatrice, en régime isométrique, la question sera immédiatement résolue. En somme, nous proposons la solution algébrique d'un problème auquel il ne suffira plus que de préciser une seule valeur — l'intensité des forces directement appliquées — pour que d'algébrique ce problème devienne arithmétique, c'est-à-dire qu'il se ramène à une simple application numérique. Il reste donc simplement à donner leurs valeurs concrètes aux intensités des efforts musculaires, à substituer aux valeurs arbitraires des modules leurs valeurs finies réelles.

***

Il est évidemment tout à fait inutile de développer intégralement le raisonnement. Dans la mesure où l'on peut considérer qu'une démonstration mathématique se ramène à la répétition d'un raisonnement élémentaire, il suffit de donner le schéma de la démonstration partielle pour que, du même coup, la démonstration générale soit établie. Les solutions, tout en devenant plus rapides, y gagnent en simplicité. Or il se trouve justement que ce schéma reste le même pour les onze forces directement appliquées à la mandibule. Nous n'envisagerons donc que l'une d'entre elles et choisirons $\vec{F}_{10}$ à titre d'exemple. Rappelons ses caractéristiques :

— force musculaire développée en régime isométrique par le chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial ;

— directement appliquée à la mandibule en α_2 (plus exactement au milieu du segment $\alpha_2\alpha_{10}$) qui possède les coordonnées : (α_2,x), (α_2,y) et (α_2,z)

$$(\alpha_2,x) \leq a, \text{ donc positif};$$
$$(\alpha_2,y) > 0, \text{ donc positif};$$
$$(\alpha_2,z) < 0, \text{ donc négatif};$$

Source : MNHN, Paris

— dirigée obliquement d'arrière en avant, de bas en haut et de dehors en dedans ; par conséquent décomposable en trois forces élémentaires : — $\vec{F}_{10,x}$, $\vec{F}_{10,y}$ et $\vec{F}_{10,z}$.

— $\vec{F}_{10,x}$: perpendiculaire au plan $(\vec{y'y}\,;\,\vec{z'z})$ et de sens inverse à $\vec{x'x}$; négative car la traction se fait vers l'intérieur.

$\vec{F}_{10,y}$: perpendiculaire au plan $(\vec{x'x}\,;\,\vec{z'z})$ et de même sens que $\vec{y'y}$; positive car la traction se fait vers l'avant.

$\vec{F}_{10,z}$: perpendiculaire au plan $(\vec{x'x}\,;\,\vec{y'y})$ et de même sens que $\vec{z'z}$; positive car la traction se fait vers le haut.

Les moments, par rapport à O, des trois composantes de $\vec{F}_{10}$ sont respectivement :

$$\text{pour } \vec{F}_{10,x} : \overset{+\to\circ}{\underset{F_{10,x}}{M\to}} = \vec{0\alpha_2} \wedge \vec{F}_{10,x}$$

$$\text{pour } \vec{F}_{10,y} : \overset{+\to\circ}{\underset{F_{10,y}}{M\to}} = \vec{0\alpha_2} \wedge \vec{F}_{10,y}$$

$$\text{pour } \vec{F}_{10,z} : \overset{+\to\circ}{\underset{F_{10,z}}{M\to}} = \vec{0\alpha_2} \wedge \vec{F}_{10,z}.$$

Les projections droites des moments sur les trois plans du système de référence ont les valeurs suivantes :

* *Sagittalement :*

$$\alpha_{2,y}\, F_{10,z} + \alpha_{2,z}\, F_{10,y}$$

* *Transversalement :*

$$\alpha_{2,z}\, F_{10,x} - \alpha_{2,x}\, F_{10,z}.$$

(Ces deux vecteurs, dont l'un est positif et l'autre négatif, ont des moments de sens contraires).

* *Parallèlement au plan d'occlusion centrée :*

$$\alpha_{2,x}\, F_{10,y} + \alpha_{2,y}\, F_{10,x}.$$

Le moment résultant $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{10}}{M\to}}$ est donc déterminé à partir des trois moments élémentaires $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{10,x}}{M\to}}$, $\overset{\to\circ}{\underset{F_{10,y}}{M\to}}$ et $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{10,z}}{M\to}}$. Il suffit de reprendre la même démonstration pour toutes les forces élémentaires $\vec{F}_1, \vec{F}_2$ ..... $\vec{F}_{11}$ pour lesquelles on obtiendra les moments : $\overset{+\to\circ}{\underset{F_1}{M\to}}$, $\overset{+\to\circ}{\underset{F_2}{M\to}}$ ..... $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{11}}{M\to}}$, à partir des moments élémentaires : $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{1,x}}{M\to}}$, $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{1,y}}{M\to}}$ et $\overset{\to\circ}{\underset{F_{1,z}}{M\to}}$ pour le premier, $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{2,x}}{M\to}}$, $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{2,y}}{M\to}}$ et $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{2,z}}{M\to}}$ pour le second..... $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{11,x}}{M\to}}$, $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{11,y}}{M\to}}$ et $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{11,z}}{M\to}}$ pour le onzième. Le moment résultant $\overset{+\to\circ}{\underset{F}{M\to}}$, par rapport à O, de la résultante générale $\vec{F}$ des forces directement appliquées à la mandibule du côté balançant s'obtient en composant : $\overset{+\to\circ}{\underset{F_1}{M\to}}$, $\overset{+\to\circ}{\underset{F_2}{M\to}}$ ..... $\overset{+\to\circ}{\underset{F_{11}}{M\to}}$.

La détermination du moment résultant peut être effectuée suivant une seconde méthode. Préalablement, on assigne une valeur arbitraire aux intensités des onze forces élémentaires, et, par suite, aux modules des vecteurs qui les représentent. On se fonde pour cela sur la règle des sections physiologiques et sur la cotation fonctionnelle de GOVAERTS. On détermine ensuite la direction, le sens et le point d'application de la résultante générale $\vec{F}$ des onze forces $\vec{F}_1, \vec{F}_2$ .... $\vec{F}_{11}$ par la méthode du polygone de Varignon.

RÉSULTATS ET DISCUSSION.

Chez les Carnivores, la résultante générale des forces directement appliquées à la mandibule, du côté balançant, n'est pas rigoureusement perpendiculaire au plan d'occlusion centrée comme on

Source : MNHN, Paris

l'affirme habituellement. Elle est, en réalité, *oblique vers l'avant et vers l'intérieur*. Cette double obliquité varie d'une Famille à l'autre, de manière significative. Chez les Fissipèdes qui accusent la fonction sectoriale, la résultante s'incline plus nettement de bas en haut et d'arrière en avant que chez les Canidés. Cela est très net chez les Félidés, Viverridés, Hyénidés et Cryptoproctinés. Chez les Fissipèdes qui affirment la fonction broyeuse, notamment les Ursidés et Ailurinés, la résultante se porte franchement de dehors en dedans et de bas en haut. Les Canidés offrent donc une disposition intermédiaire se rapprochant d'ailleurs d'autant plus de l'un des deux types spécialisés précédents que le régime alimentaire est plus exclusivement carnassier ou au contraire omnivore. Quoi qu'il en soit, la résultante s'applique toujours en un point voisin du milieu du bord inférieur de la fosse massétérine.

La force musculaire $\vec{F}$, résultante générale des forces $\vec{F}_1, \vec{F}_2 \ldots \vec{F}_{11}$, développées du côté travaillant, peut évidemment être analysée de la même manière que chacune de ses composantes (voir ci-dessus). Les coordonnées de son point d'application α sont : (α_x) sur $\vec{x'x}$, (α_y) sur $\vec{y'y}$ et (α_z) sur $\vec{z'z}$. Siégeant au milieu du bord inférieur de la fosse massétérine, α possède pratiquement les mêmes propriétés que α_2. Les trois composantes de $\vec{F}$ sont :

* sur $\vec{x'x}$: — F_x, négative car la traction se fait vers l'intérieur ;
* sur $\vec{y'y}$: — F_y, positive car la traction se fait vers l'avant ;
* sur $\vec{z'z}$: — F_z, positive car la traction se fait vers le haut.

On a en outre : $\vec{F_z} > \vec{F_y} > \vec{F_x}$.

Les projections des moments sont pour les mêmes raisons que précédemment :

$$\alpha_y F_z + \alpha_z F_y \; ; \; \alpha_z F_x - \alpha_x F_z \; ; \; \alpha_x F_y + \alpha_y F_x.$$

2° FORCES MUSCULAIRES DÉVELOPPÉES DU CÔTÉ BALANÇANT.

Le côté balançant est situé, par rapport au plan sagittal médian, à l'opposé du corps alimentaire mastiqué. On peut admettre que les onze forces musculaires $\vec{F'}_1, \vec{F'}_2 \ldots \vec{F'}_{11}$ présentent des caractéristiques identiques à celles du côté travaillant, c'est-à-dire que l'on peut considérer les vecteurs qui les représentent comme symétriques, par rapport au plan sagittal médian, de ceux qui figurent les forces exercées du côté travaillant. Cela suppose que l'on néglige l'asymétrie céphalique, et particulièrement celle de l'arc mandibulaire. En fait, aucune mandibule n'est rigoureusement symétrique, mais les différences observées à droite et à gauche peuvent être négligées, en restant dans les limites d'une bonne approximation. L'hypothèse de la symétrie semble parfaitement acceptable. D'autre part, l'hypothèse de la synergie repose sur une seconde approximation. Certes, les travaux récents d'électromyographie, notamment ceux d'Ortiz de Zarate (1966), ont fait apparaître une différence d'activité électrique à droite et à gauche, et montré que, comme pour les fonctions manuelles, il existe aussi, dans le cas de la mastication, des droitiers et des gauchers [1].

En outre, dans les conditions de la mastication unilatérale, il semble bien qu'en plus de ce fait, les muscles situés du côté travaillant se contractent plus intensément que leurs homonymes du côté opposé.

L'hypothèse de la synergie semble néanmoins tout à fait admissible car les différences sont faibles, eu égard aux intensités des forces développées. Dans ces conditions, la résultante $\vec{F'}$ des forces directement appliquées à la mandibule du côté balançant présente les propriétés suivantes :

— Les coordonnées de son point d'application α' sont égales à celles de α, en valeurs absolues ;

— Les projections de $\vec{F'}$ sont orientées comme celles de $\vec{F}$ puisque la traction se fait vers l'intérieur (dans le sens de $\vec{x'x}$), l'avant (dans le sens de $\vec{y'y}$) et le haut (dans le sens de $\vec{z'z}$) ; par suite :

$$|\vec{F_x}| = |\vec{F'_x}| \; ; \qquad |\vec{F_y}| = |\vec{F'_y}| \qquad \text{et} \qquad |\vec{F_z}| = |\vec{F'_z}| \; .$$

Dans les équations, lorsqu'on envisagera uniquement les modules, on pourra utiliser les mêmes

1. Il ne s'agit pas simplement de sujets qui mâchent plus volontiers à droite (ou à gauche), mais qui mastiquent plus énergiquement de ce même côté.

Source : MNHN, Paris

symboles pour chacun des couples de forces symétriques $\vec{F}_X$, pour $\vec{F}_x$ et $\vec{F}_{x'}$; $\vec{F}_y$, pour $\vec{F}_Y$ et $\vec{F}_{y'}$; $\vec{F}_z$, pour $\vec{F}_z$ et $\vec{F}_{z'}$;

— Les projections du moment $\overset{\leftrightarrow}{\mathrm{M}}{}^{\circ}_{\vec{F}'}$, de $\vec{F}'$ par rapport à O, sont donc :

$$\alpha_y F'_z + \alpha_z F'_y ; \qquad -\alpha_z F'_x + \alpha_x F'_z ; \qquad -\alpha_x F'_y - \alpha_y F'_x .$$

PROPRIÉTÉS DES RÉACTIONS.

1° RÉACTION CONDYLIENNE SITUÉE DU CÔTÉ TRAVAILLANT.

Le centre de la surface articulaire du condyle mandibulaire situé du côté travaillant (point K) admet pour coordonnées : a sur $\vec{x'x}$; 0 sur $\vec{y'y}$ et 0 sur $\vec{z'z}$. Il subit une réaction $\vec{r}$ décomposable en trois forces élémentaires : $\vec{r}_x$ sur $\vec{x'x}$; $\vec{r}_y$ sur $\vec{y'y}$ et $\vec{r}_z$ sur $\vec{z'z}$. Les seules possibilités qui se présentent, quant aux déplacements condyliens, sont donc les suivantes :

* si $\vec{r}_x > 0$: le condyle situé du côté travaillant est tiré vers l'extérieur ;
* si $\vec{r}_x < 0$: le condyle est tiré vers l'intérieur.
* si $\vec{r}_x = 0$: le condyle n'est pas sollicité en direction transversale ;
* si $\vec{r}_y > 0$: le condyle est tiré vers l'avant ;
* si $\vec{r}_y < 0$: le condyle est tiré vers l'arrière ;
* si $\vec{r}_y = 0$: le condyle n'est pas sollicité d'avant en arrière et vice-et-versa ;
* si $\vec{r}_z > 0$: le condyle est tiré vers le haut ;
* si $\vec{r}_z < 0$: le condyle est tiré vers le bas ;
* si $\vec{r}_z = 0$: le condyle n'est pas sollicité verticalement.

Nous ne devons évidemment pas nous limiter à l'étude des forces, mais envisager leurs moments. Dans le cas particulier du point K, les moments des trois composantes $\vec{r}_x$, $\vec{r}_y$ et $\vec{r}_z$ sont respectivement les suivants, par rapport au point origine O :

$$*\overset{\leftrightarrow}{\mathrm{M}}{}^{\circ}_{\vec{r}_x} = 0$$

$$*\overset{\leftrightarrow}{\mathrm{M}}{}^{\circ}_{\vec{r}_y} = \vec{\mathrm{OK}} \wedge \vec{r}_y$$

le module du vecteur-moment est le produit :

$$\left|\overset{\leftrightarrow}{\mathrm{M}}{}^{\circ}_{\vec{r}_y}\right| = |\vec{a}| \,.\, |\vec{r}_y| \sin(\vec{a}, \vec{r}_y).$$

$$*\overset{\leftrightarrow}{\mathrm{M}}{}^{\circ}_{\vec{r}_z} = \vec{\mathrm{OK}} \wedge \vec{r}_z ; \left|\overset{\leftrightarrow}{\mathrm{M}}{}^{\circ}_{\vec{r}_z}\right| = |\vec{a}| \,.\, |\vec{r}_z| \sin(\vec{a}, \vec{r}_z),$$

c'est-à-dire : $a \,.\, r_y$.

2° RÉACTION CONDYLIENNE SITUÉE DU CÔTÉ BALANÇANT.

Du côté balançant, le centre de la surface articulaire du condyle mandibulaire, K', admet pour coordonnées : (— a), (0) et (0) sur $\vec{x'x}$, $\vec{y'y}$ et $\vec{z'z}$. Les trois composantes $\vec{r}_{x'}$, $\vec{r}_{y'}$ et $\vec{r}_{z'}$ de la réaction condylienne $\vec{r}'$, présentent les caractéristiques suivantes : si $\vec{r}_{x'} > 0$, le condyle situé du côté balançant est tiré vers l'intérieur; si $\vec{r}_{x'} < 0$, il est tiré vers l'extérieur; ces résultats sont donc inverses de ceux que nous avons donnés pour la composante $\vec{r}_x$ appliquée du côté travaillant ; par contre, les conclusions demeurent les mêmes pour $\vec{r}_{x'}$ en cas de nullité, ainsi que pour $\vec{r}_{y'}$ et $\vec{r}_{z'}$ quelles que soient les deux équa-

Source : MNHN, Paris

tions ou les quatre inéquations que l'on considère ($\overrightarrow{r_y'} = 0$; $\overrightarrow{r_z'} = 0$; $\overrightarrow{r_y'} > \text{ou} < 0$; $\overrightarrow{r_z'} > \text{ou} < 0$). Quant aux moments des trois composantes par rapport au point origine O, ils sont égaux à : 0, $\overrightarrow{OK'} \wedge \overrightarrow{r_y'}$ et $\overrightarrow{OK'} \wedge \overrightarrow{r_z'}$; par conséquent, les deux quantités à considérer, du côté halançant, en ce qui concerne les moments, sont $a \,.\, r_y'$ et $a \,.\, r_z'$.

3° RÉSISTANCE ALIMENTAIRE.

La résistance alimentaire $\overrightarrow{R}$ s'exerce évidemment du côté travaillant. Suivant les modalités de la mastication que l'on considère, son point d'application varie. Chez les Canidés, par exemple, ce point se situe au niveau de la canine lors de la morsure (notamment au cours de la mise à mort des proies ou lors des combats) ; au niveau des incisives ou des prémolaires, principalement P_3 ou P_4, pendant la préhension ou le transport d'une proie ou d'un quelconque objet ; au niveau de trigonide de la carnassière au cours de la lacération et de la dilacération, et, accessoirement, au niveau de I^2, I^3 et I_3 pour les fragments de dimensions très réduites (tendons et lames fibreuses par exemple) ; au niveau du talonide de la carnassière ou des rétro-carnassières lors de la trituration.

Contrairement aux divers points d'application α_1 à α_{11} des forces directement appliquées $\overrightarrow{F_1}$ à $\overrightarrow{F_{11}}$ qui demeurent fixes, les coordonnées du point d'application β de la résistance alimentaire $\overrightarrow{R}$ sont donc variables ; cependant, pour chaque type de travail demandé aux mâchoires, correspond, en vertu de l'hétérodontie, un secteur de l'arcade dentaire préposé à ce genre de travail et, par suite, une valeur bien déterminée de β. En outre, β est assujetti à une hémi-arcade mandibulaire ; ce point d'application sera coté : (β_x) sur $\overrightarrow{x'x}$; (β_y) sur $\overrightarrow{y'y}$ et (β_z) sur $\overrightarrow{z'z}$; les coordonnées satisfont aux conditions suivantes : $(\beta_x) > 0$; $(\beta_y) > 0$ et $(\beta_z) \sim 0$; le point β est, en effet, très légèrement au-dessous du point K. C'est là une très grande différence avec l'Homme, la plupart des Primates, des Ongulés et des Rongeurs, chez lesquels (β_z) est franchement négatif.

Chez le Chien, le corps alimentaire peut occuper une infinité de positions entre deux limites antérieure et postérieure. La limite antérieure correspond à I_1 ; dans ce cas : $\alpha_y/\beta_y \sim 18\,\%$. La limite postérieure correspond à la position de la résistance alimentaire sur le point le plus distal de l'arcade dentaire ; dans ce cas : $\alpha_y/\beta_y \sim 52\,\%$. Entre ces deux limites, trois lieux présentent un intérêt physiologique particulier ; lorsque la résistance $\overrightarrow{R}$ s'applique sur la canine : $\alpha_y/\beta_y \sim 20\,\%$; lorsqu'elle s'applique sur le protoconide de la carnassière inférieure : $\alpha_y/\beta_y \sim 35\,\%$; lorsqu'elle s'applique au milieu du segment joignant le protoconide au métaconide de la seconde monophysaire inférieure (point que l'on peut considérer comme le centre de la surface triturante) : $\alpha_y/\beta_y \sim 45\,\%$.

Les hémi-mandibules dessinent, chez les Carnivores, un V ouvert vers l'arrière ; par suite $\beta_x < KK'$, c'est-à-dire : $\beta_x < a$. De plus, β_x est inférieur à la demi-distance séparant α et α' ; corrélativement : $\beta_x < \alpha_x$.

Il faut noter que plus la mastication est antérieure, plus la valeur de β_x est faible. A l'angle mésial de l'incisive centrale inférieure, cette abscisse devient même égale à zéro.

La résistance $\overrightarrow{R}$ étant perpendiculaire au plan d'occlusion centrée et dirigée vers le bas, ses trois composantes, suivant les axes de référence, sont donc : 0, 0, — $\overrightarrow{R}$. Par suite, les projections du moment $\overset{\circ}{M}_{\overrightarrow{R}}$ de $\overrightarrow{R}$, par rapport à O, sont : $\beta_y R$; $\beta_x R$ et 0.

Après avoir passé en revue les différents paramètres, nous pouvons à présent déterminer les équations d'équilibre de la mandibule. Dans un premier temps, nous donnons la démonstration générale ; dans un second temps, les développements des expressions relatives à chaque composante, afin de faire ressortir les caractéristiques des Carnivores.

DÉVELOPPEMENT DES RELATIONS D'ÉQUILIBRE.

Lorsque la mandibule est en équilibre, la somme $\overrightarrow{r} + \overrightarrow{r'} + \overrightarrow{R} + \overrightarrow{F} + \overrightarrow{F'}$ est nulle, ce qui entraîne :

$$S \begin{cases} r_x + r'_x + F_x + F'_x = 0 & (1) \\ r_y + r'_y + F_y + F'_y = 0 & (2) \\ r_z + r'_z + F_z + F'_z = R & (3) \end{cases}$$

Source : MNHN, Paris

Le moment résultant, en O, des cinq forces $\vec{r}$, $\vec{r'}$, $\vec{R}$, $\vec{F}$, et $\vec{F'}$ est également nul, ce qui suppose :

$$S' \begin{cases} -\beta_y R + \alpha_y (F_z + F'_z) + \alpha_z (F_y + F'_y) = 0 & (4) \\ -a (r_z - r'_z) + \beta_x R + \alpha_z (F_x - F'_x) - \alpha_x (F_z - F'_z) = 0 & (5) \\ -a (r_y - r'_y) + \alpha_x (F_y - F_y') + \alpha_y (F_x - F'_x) = 0 & (6) \end{cases}$$

La relation (4) exprime que la projection du moment résultant de $\vec{F}$, $\vec{F'}$ et $\vec{R}$ est nulle. C'est la condition d'équilibre qui lie les forces directement appliquées aux réactions (ou forces de contact). Elle peut s'écrire sous la forme développée (4'), laquelle se prête mieux à la discussion :

$$R = \frac{\alpha_y}{\beta_y} (F_z + F'_z) + \frac{\alpha_z}{\beta_y} (F_y + F'_y) \qquad (4')$$

En admettant la synergie musculaire et la symétrie de la mandibule, (4') devient :

$$R = 2 \frac{\alpha_y}{\beta_y} F_Z + 2 \frac{\alpha_z}{\beta_y} F_Y .$$

Corrélativement, plus la mastication devient postérieure, plus β_y devient faible, donc plus α_y/β_y et α_z/β_z augmentent. Or, chez un Fissipède donné, α_y et α_z sont des constantes caractéristiques de l'espèce (ou de la race). Pour équilibrer la résistance alimentaire $\vec{R}$, le prédateur ne peut donc qu'agir sur les sommes $(F_z + F_z')$ et $(F_y + F_y')$ ou, plus simplement, dans la double hypothèse de la synergie et de la symétrie, sur $\vec{F_Z}$ et $\vec{F_Y}$. Pour vaincre une résistance donnée, le carnassier doit donc exercer un effort d'autant plus grand que la mastication est plus antérieure. Il suffit d'observer un Chien ou un Chat pour vérifier qu'au cours de la lacération, avant de mordre énergiquement, l'animal recherche, par une série d'essais répétés, l'endroit où il doit placer le corps alimentaire. Mais le prédateur ne peut, à cet égard, dépasser un maximum. L'efficacité optimale peut être atteinte de deux manières différentes : soit par le recul relatif de l'arcade dentaire par rapport au point d'application de la résultante des forces directement appliquées, soit par le redressement des fibres musculaires qui, d'obliques vers le haut et l'avant, deviennent verticales. C'est exactement ce qui se passe chez les Mustélidés et les Viverridés ; la composante $\vec{F_Z}$ devient alors négligeable et $R \sim 2\, \alpha_y/\beta_y \,.\, F_Z$. Si Q est la plus grande valeur de $\vec{F_Z}$, la plus grande résistance que puisse vaincre le Carnivore étudié est $R = 2\,Q$. Mais pour cela, il faut que $\alpha_y/\beta_y \to 1$. Cette condition tend à se réaliser très remarquablement chez les Félidés et les Cryptoproctinés, par suite de l'expansion du masséter vers l'avant (sur l'os maxillaire) ainsi que de l'accroissement et du redressement du chef sous-orbitaire du ptérygoïdien médial, du développement et de la verticalité de la *pars orbitalis* du temporal.

Nous saisissons à présent l'importance que revêt ce triple remaniement musculaire grâce auquel un Félin peut vaincre une résistance double du maximum de la composante verticale de la force musculaire élévatrice, en mastiquant le plus distalement possible, là-même où se trouve chez ces Fissipèdes le trigonide lacérateur de la carnassière par suite de la disparition non seulement du talonide de cette molaire mais aussi des rétro-carnassières elles-mêmes.

*
* *

Le développement des relations d'équilibre éclaire le mécanisme des diarthroses temporo-mandibulaires. Dans le précédent chapitre, nous avons montré que nous disposions de cinq relations : (1), (2), (3), (5) et (6) dans lesquelles figurent les réactions articulaires $\vec{r}$ et $\vec{r'}$. Or, le problème comporte six inconnues : r_x, r_y, r_z, r_x', r_y' et r_z'. C'est là un point extrêmement important et qui n'a été vu jusqu'à présent que par le physiologiste Duhamel, et le bio-mathématicien Piffault (1963). Tous les autres auteurs ont abordé le problème du mécanisme des mâchoires chez les Mammifères, sans prendre conscience de ce fait capital : la Mécanique rationnelle ne suffit pas à résoudre intégralement le problème posé par les réactions condyliennes. Aussi ceux qui ont prétendu construire des tracés mécaniques du crâne et du massif facial ont, sans s'en rendre compte, émis une prétention insensée. En effet, une indétermination siège en l'équation qui donne les composantes susceptibles de modifier la distance inter-condylienne KK' :

$$r_x + r'_x + F_x + F'_x = 0.$$

Source : MNHN, Paris

Dans les conditions de la synergie et de la symétrie : $r_x = -r'_x$; par conséquent : si $\overrightarrow{r_x} < 0$, les deux réactions sont dirigées vers l'intérieur et les condyles mandibulaires tendent à se rapprocher ; si $\overrightarrow{r_x} > 0$, les deux forces sont dirigées vers l'extérieur et tendent donc à écarter les hémi-mandibules. Or il se trouve qu'à l'inverse de ce que l'on observe chez l'Homme, ces deux dernières peuvent effectuer chez les Carnivores des mouvements relatifs à la faveur de la laxité symphysaire. L'élasticité de l'arc mandibulaire ne compense donc point parfaitement les effets des composantes transversales. C'est ce qu'avait soupçonné avec une remarquable intuition LAFOND dès 1928, et c'est en supposant que de telles actions, tendant à resserrer ou à écarter les deux hémi-mandibules, existent que SCAPINO a interprété ses observations approfondies sur la symphyse du Chien. La Bio-mathématique justifie les points de vue de ces deux auteurs. Nous voyons donc que cette discipline apporte de précieux renseignements à l'anatomiste en confirmant certaines interprétations d'ordre fonctionnel ; par contre, elle peut aussi réfuter la validité de certaines enquêtes. Ne serait-ce qu'en éliminant du champ de la recherche plusieurs faux problèmes, la Bio-mathématique indique plus nettement le chemin à suivre et désigne clairement les impasses à éviter.

La seule conclusion que nous puissions tirer au sujet de $\overrightarrow{r_x}$ et $\overrightarrow{r_{x'}}$ est que la mandibule ne peut être identifiée rigoureusement, chez les Carnivores, à un solide invariable. La relation (1) montre la possibilité de déformations réversibles de l'arc mandibulaire sous l'effet d'efforts transversaux ; mais l'indétermination qu'elle contient ne permet pas d'aller plus loin. Par contre, les relations (2), (3), (5) et (6) constituent un système de quatre équations à quatre inconnues, conduisant par conséquent à une solution.

Les équations (2) et (6) forment un système de deux équations à deux inconnues :

$$S\begin{cases} r_y + r_{y'} + F_y + F_{y'} = 0 & (2) \\ -a\,(r_y - r_{y'}) + \alpha_x\,(F_y - F_{y'}) + \alpha_y\,(F_x - F_{x'}) = 0 & (6) \end{cases}$$

par suite :

$$(2) \rightarrow r_{y'} = -r_y - F_y - F_{y'}$$
$$(6) \rightarrow -a\,(r_y + r_{y'} + F_y + F_{y'}) + \alpha_x\,(F_y - F_{y'}) + \alpha_y\,(F_x - F_{x'}) = 0$$

d'où :

$$2\,ar_y = -a\,(F_y + F_{y'}) + \alpha_x\,(F_y - F_{y'}) + \alpha_y\,(F_x - F_{x'}),$$

et :

$$r_y = -\frac{1}{2}\,(F_y + F'_y) + \frac{\alpha_x}{2a}\,(F_y - F'_y) + \frac{\alpha_y}{2a}\,(F_x - F'_x).$$

par ailleurs :

$$(2) \rightarrow r_y = -r'_y - F_y - F'_y$$
$$(6) \rightarrow -a\,(-r'_y - F_y - F'_y - r'_y) + \alpha_x\,(F_y - F'_y) + \alpha_y\,(F_x - F'_x) = 0$$

d'où :

$$r'_y = -\frac{1}{2}\,(F_y + F'_y) - \frac{\alpha_x}{2a}\,(F_y - F'_y) - \frac{\alpha_y}{2a}\,(F_x - F'_x).$$

Dans la double hypothèse de la symétrie et de la synergie : $r_y = r'_y$. Corrélativement :

$$r_y = -\frac{1}{2}\,(2\,F_Y) + \frac{\alpha_x}{2a} \cdot 0 - \frac{\alpha_y}{2a}\,(F_X - F'_X)$$

$$r'_y = -\frac{1}{2}\,(2\,F_Y) - \frac{\alpha_x}{2a} \cdot 0 - \frac{\alpha_y}{2a}\,(F_X - F'_X).$$

d'où :

$$2\,r_y = -2\,F_Y \qquad \text{et} \qquad r_y = r'_y = -F_Y.$$

Par conséquent, $\overrightarrow{r_y}$ et $\overrightarrow{F_Y}$ sont de sens contraires. Nous retrouvons, chez les Carnivores, une loi fort importante énoncée pour la première fois par PIFFAULT et DUHAMEL, dans le cas particulier de l'Homme : « *Au cours de la mastication les deux têtes condyliennes de la mandibule sont repoussées vers l'arrière également.* » C'est là un résultat absolument imprévisible au départ et qui échappe à l'observation. La Bio-mathématique — sans toutefois préciser l'intensité de cette réaction — permet d'affirmer

Source : MNHN, Paris

sa direction et son sens à partir des données de Myologie descriptive qu'on n'aurait sans doute pas soupçonné capables de recéler un tel renseignement. Remarquons enfin que $\overrightarrow{r_y}$ et $\overrightarrow{r_{y'}}$ sont d'autant plus intenses que $\overrightarrow{F_y}$ et $\overrightarrow{F_{y'}}$ le sont elles-mêmes, par conséquent plus les forces $\overrightarrow{F}$ et $\overrightarrow{F'}$ deviennent obliques de bas en haut et d'arrière en avant.

Il est intéressant de remarquer que les condyles mandibulaires s'appliquent en quelque sorte d'eux-mêmes contre les surfaces articulaires supérieures lorsque $\overrightarrow{F}$ et $\overrightarrow{F'}$ sont peu inclinées vers l'avant comme chez les Canidés, les Ursidés et les Procyonidés. Par contre, l'application des condyles n'est plus assurée de la même manière chez les Félidés et les Mustélidés où la direction des forces $\overrightarrow{F}$ et $\overrightarrow{F'}$ devient plus forte vers l'avant. Dans ce cas, lorsque les muscles masticateurs se contractent énergiquement en régime isométrique, la mandibule tend à se déplacer antérieurement. N'est-il pas remarquable de constater que, chez ces Fissipèdes, une butée osseuse antérieure — l'apophyse pré-glénoïde — absente chez les Canidés, les Ursidés et les Procyonidés, bloque alors le condyle mandibulaire, interdisant sa fuite vers l'avant en le contraignant à rouler dans la glène sans glissement? Chez les Félidés et les Mustélidés, la perfection des mouvements mandibulaires de rotation axiale bi-condylienne tient en grande partie à la conformation des surfaces articulaires supérieures des diarthroses temporo-mandibulaires qui jouent incontestablement un rôle de guides. Par contre, chez les Canidés, les Ursidés et les Procyonidés, les articulations ne dirigent pas véritablement le mouvement ; ici, c'est surtout la musculature masticatrice qui intervient grâce à l'orientation de ses faisceaux ; la résultante des forces que ces derniers développent étant pratiquement normale au polygone de sustentation, on peut dire que les condyles se maintiennent, d'eux-mêmes, au fond des glènes.

L'étude des deux réactions $\overrightarrow{r_z}$ et $\overrightarrow{r_{z'}}$ est également fort instructive. On les calcule à partir des relations (3) et (5).

$$(3) \rightarrow r'_z = -r_z - F_z - F'_z + R$$
$$(5) \rightarrow -a(r_z + r_z + F_z + F'_z - R) + \alpha_x R + \alpha_z (F_x - F_x') - \alpha_x (F_z - F_z') = 0$$

d'où :

$$2 r_z = \left(1 + \frac{\beta_x}{a}\right) R - (F_z + F'_z) + \frac{\alpha_z}{a}(F_x - F'_x) - \frac{\alpha_x}{a}(F_z - F'_z)$$

corrélativement :

$$r_z = \frac{1}{2}\left[\left(1 + \frac{\beta_x}{a}\right) R - (F_z + F'_z) + \frac{\alpha_z}{a}(F_x - F'_x) - \frac{\alpha_x}{a}(F_z - F'_z)\right]$$

La relation (3) donne :

$$r_z = -r'_z - F_z - F'_z + R$$

dans ces conditions :

$$r'_z = \frac{1}{2}\left[\left(1 - \frac{\beta_x}{a}\right) R - (F_z + F'_z) - \frac{\alpha_z}{a}(F_x - F'_x) + \frac{\alpha_x}{a}(F_z - F'_z)\right]$$

Dans la double hypothèse de la symétrie et de la synergie : $F_x = F'_x = F_X$ et $F_z = F'_z = F_Z$; par conséquent :

$$r_z = \frac{1}{2}\left[\left(1 + \frac{\beta_x}{a}\right) R - 2 Fz + \left(\frac{\alpha_z}{a} \cdot 0\right) - \left(\frac{\alpha_x}{a} \cdot 0\right)\right]$$

d'où :

$$r_z = \frac{1}{2}\left(1 + \frac{\beta_x}{a}\right) R - F_Z \qquad \text{et} \qquad r'_z = \frac{1}{2}\left(1 - \frac{\beta_x}{a}\right) R - F_Z.$$

Les deux trinômes ci-dessus contiennent donc la même quantité négative $-F_Z$; or, les deux expressions algébriques $1/2\,(1 + \beta_x/a)\,R$ et $1/2\,(1 - \beta_x/a)\,R$ sont toutes deux positives puisque $\beta_x/a < 1$. Cela revient évidemment à dire que la demi-distance séparant la dent travaillante de sa symétrique, située du côté balançant, est inférieure à la demi-distance séparant les centres des deux articulations temporo-mandibulaires. Il en résulte que $1 - \beta_x/a < 1 + \beta_x/a$, ce qui prouve que $r_z' > r_z$. Cependant, et c'est là un trait qui distingue nettement les Carnivores des Primates, cette règle ne se vérifie qu'à l'aplomb des prémolaires et des incisives. En effet, au niveau du trigonide de la carnassière inférieure, ou de son talonide, ou enfin des mâchelières rétro-carnassières, l'arcade dentaire tend à accroître son

Source : MNHN, Paris

diamètre transversal[1] (en faisant appel au langage des orthodontistes on pourrait dire qu'il y a, à ce niveau, une exognathie bi-latérale relative). Par conséquent : $\beta_x \to a$ et par suite $r_z \to r_z'$; cela signifie que les deux réactions droite et gauche tendent à prendre la même valeur, ce qui diminue sensiblement toute contrainte de torsion sur les branches mandibulaires. Cette compensation devient particulièrement nette au niveau des pointes canines où : $\beta_x \sim a$, et par suite $r_z \sim r_z'$. Les deux réactions articulaires deviennent alors égales. Les efforts brusques et intenses développés au niveau des canines ne se répercutent que faiblement sur les articulations temporo-mandibulaires. Les projections $\vec{r_x}$ et $\vec{r_{x'}}$ sur $\vec{x'x}$, d'une part, $\vec{r_y}$ et $\vec{r_{y'}}$ sur $\vec{y'y}$, d'autre part, sont, au signe près, les mêmes. Par conséquent, la plus forte réaction sera toujours celle dont la projection sur $\vec{z'z}$ sera la plus grande : c'est évidemment $\vec{r'}$. Nous retrouvons ici, chez les Carnivores, la loi énoncée récemment par PIFFAULT et DUHAMEL dans le cas de l'Homme : *La force supportée par le condyle balançant est plus grande que celle subie par le condyle travaillant.* Il convient de reconnaître, à cet égard, que GYSI (1921) et ACKERMANN (1953 et 1964), eurent l'intuition de cette règle à partir des seules observations anatomiques, physiologiques et surtout cliniques.

Puisque β_x décroît à mesure que la mastication devient plus antérieure, à la limite, les deux forces deviennent rigoureusement égales ; cela se produit quand $\beta_x = 0$, c'est-à-dire lorsque :

$$1 + \beta_x/a = 1 - \beta_x/a = 1.$$

Ce sont là les conditions de l'incision et de la morsure.

En définitive, nous pouvons dire que, chez les Carnivores, c'est grâce à la conformation particulière de la mandibule et malgré l'hétérondontie poussée et la subdivision des arcades dentaires en secteurs préposés à la morsure (canines), à la préhension (dents jugales pré-carnassières), à la fonction sectoriale (lamelle de la carnassière) et enfin à la trituration (talonide de la carnassière et dents mâchelières), que les pressions intenses apparaissant au niveau des dents travaillantes ne suscitent que des contraintes modérées au sein des articulations temporo-mandibulaires. En particulier, au cours de la morsure, la différence d'intensité des réactions articulaires droite et gauche demeure faible. Les Carnivores sont aptes à développer des efforts violents sur leurs crocs pourtant situés très en avant de l'axe de rotation, sans que cela entraîne une luxation par torsion. Ils se trouvent en quelque sorte « prémunis » contre un tel accident.

Dans la double hypothèse de la symétrie et la synergie, chez les Ursidés, plusieurs Mustélidés et Procyonidés, $\vec{F_Y}$ devient négligeable par suite de l'orientation quasi-transversale des fibres ptérygoïdiennes. Ce fait est très intéressant du point de vue théorique. On sait que les seules études odontologiques conduiraient à proposer une phylogénie critiquable des Carnivores; SIMPSON (1945) est tout à fait en droit de faire dériver les Ursidés des Canidés quoiqu'ils soient moins engagés qu'eux dans le « sens carnassier ». Comme le remarque GRASSÉ (1955) et comme cela ressort des travaux de CRUSAFONT-PAIRO et TRUYOLS-SANTONJA (1953), la tendance conduisant à la sécodontie parfaite, telle qu'on l'observe chez les Félidés, n'est pas la seule à considérer. Les Fissipèdes ont affirmé d'autres tendances au cours de leur évolution. Aussi, les rameaux offrant une tentative d'adaptation à un régime omnivore posent-ils des problèmes qui leur sont propres. Il est bien évident que toute sériation linéaire établie à partir de l'étude d'un caractère dentaire arbitrairement choisi, ne permet pas de retracer l'évolution *réelle* puisque cette dernière est nettement buissonnante. L'annulation de $\vec{F_Y}$ traduit très bien ces faits en montrant qu'elle est l'aboutissement d'un processus qui, à partir d'une obliquité moyenne du support de la résultante des forces développées par la musculature masticatrice, conduit à une orientation quasi-transversale de cette génératrice. Cela revient à dire que, par rapport au gabarit moyen figuré par la Famille à la fois synthétique et conservatrice des Canidés, le schéma des Ursidés répond à une spécialisation inverse de celle des Félidés chez lesquels, au contraire, l'obliquité s'accuse. La Biomécanique fait ressortir le caractère divergent des voies conduisant respectivement à une affirmation et à une atténuation de la fonction sectoriale. Ce n'est donc qu'en confrontant les Canidés et les Félidés que l'on peut juger de la perfection de la sécodontie chez les Fissipèdes. Les Ursidés sont nécessairement exclus d'une telle étude et ne peuvent figurer (contrairement à ce que pourraient laisser supposer les travaux de BOAS, 1908) dans une sériation se proposant de traduire l'évolution de l'Ordre dans ce sens précis. L'originalité des Fissipèdes qui affirment la fonction broyeuse et chez

1. Dans les conditions d'inégalité de $\vec{r}$ et $\vec{r'}$ évidemment.

Source : MNHN, Paris

lesquels, par conséquent, $\vec{F_Y}$ tend à la nullité, apparaîtra clairement dans ce qui suit. Chez eux, en effet, la relation d'équilibre mandibulaire devient :

$$R = 2\,\frac{\alpha_y}{\beta_y}\,F_Z,$$

d'où :

$$F_Z = \frac{\beta_y}{\alpha_y}\cdot\frac{R}{2},$$

ce qui entraîne les deux corollaires suivants :

Premier corollaire : à résistance alimentaire constante :

$$r_z = \frac{R}{2}\left(1+\frac{\beta_x}{a}\right) - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\cdot\frac{R}{2}$$

d'où :

$$r_z = \frac{R}{2}\left(1+\frac{\beta_x}{a} - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\right)$$

en outre :

$$r_z' = \frac{R}{2}\left(1-\frac{\beta_x}{a}\right) - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\cdot\frac{R}{2}$$

donc :

$$r'_z = \frac{R}{2}\left(1-\frac{\beta_x}{a} - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\right).$$

Or, le point d'application de la résistance alimentaire $\vec{R}$ étant toujours situé en avant des points d'application α et α' des résultantes $\vec{F}$ et $\vec{F'}$ des forces musculaires directement appliquées, on a :

$$\beta_y/\alpha_y > 1$$

par suite :

$$1 - \beta_y/\alpha_y < 0$$

et, à fortiori : $1 - \beta_x/a - \beta_y/\alpha_y$ est négatif. N'est-il pas intéressant de retrouver, chez les Fissipèdes qui présentent une atténuation de la fonction sectoriale et une affirmation de la fonction broyeuse, une règle vérifiée chez les Primates omnivores, à la fois bunodontes et circumducteurs? En effet, chez les Ursidés et les Ailurinés, le condyle balançant subit toujours une force dirigée vers le bas, et qui tend à l'abaisser. En mastication postérieure : $\beta_x/a \to 1$; $\beta_y/\alpha_y \to 1$. Dans ces conditions : $r'_z \sim -R/2$. Inversement, lorsque le corps alimentaire se déplace vers l'avant, β_x/a croît tandis que β_y/α_y décroît. Donc, comme chez les Primates, la réaction $\vec{r}$ sur le condyle balançant est d'autant plus intense que la mastication est plus antérieure. Il est tout à fait significatif d'observer chez les Carnivores aux mâchoires très puissantes, un recul relatif des dents préposées aux efforts les plus violents. Le raccourcissement des mâchoires, particulièrement net chez les Félidés, semble le facteur principal responsable de la réduction des bras de levier résistants ; il va de pair avec la réduction du nombre des molaires.

Examinons à présent l'articulation temporo-mandibulaire située du côté travaillant, lorsque la résistance alimentaire s'applique très en arrière (au cours de la trituration par exemple). β_x/a et β_y/α_y devenant voisins de l'unité : $r_z \sim R/2$. La réaction est donc positive, ce qui revient à dire que lors de la mastication postérieure, le condyle travaillant est poussé vers le baut. Au contraire, lorsque la mastication devient antérieure, β_x/a diminue puis s'annule ; par conséquent, à la limite :

$$1 + \beta_x/a - \beta_y/\alpha_y \sim 1 - \beta_y/\alpha_y.$$

Or, cette quantité est négative. Il en résulte qu'au cours de la mastication antérieure, le condyle travaillant est tiré vers le bas. Cette inversion de la réaction, au niveau du condyle travaillant, avait été vue très clairement par Gysi, chez l'Homme. Pour une position du point d'application de la résistance alimentaire définie par :

$$1 + \beta_x/a = \beta_y/\alpha_y$$

la réaction condylienne s'annule.

*
* *

Source : MNHN, Paris

Second corollaire : à force musculaire élévatrice constante :

$$r_z = \frac{R}{2}\left(1 + \frac{\beta_x}{a} - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\right) \quad \text{et} \quad r'_z = \frac{R}{2}\left(1 - \frac{\beta_x}{a} - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\right);$$

nous nous trouvons ainsi dans les conditions expérimentales choisies par Gysi et reprises par Ackermann (1953 et 1964). Or, à l'équilibre : $R = 2\,\alpha_y/\beta_y\,Fz$. Par conséquent :

$$r_z = \frac{1}{2}\left[2\,\frac{\alpha_y}{\beta_y}\,Fz\left(1 + \frac{\beta_x}{a} - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\right)\right] \quad \text{et} \quad r'_z = \frac{1}{2}\left[2\,\frac{\alpha_y}{\beta_y}\,Fz\left(1 - \frac{\beta_x}{a} - \frac{\beta_y}{\alpha_y}\right)\right]$$

par suite :

$$r_z = F_Z\left[\left(1 + \frac{\beta_x}{a}\right)\frac{\alpha_y}{\beta_y}\right] - 1 \quad \text{et} \quad r_z' = F_Z\left[\left(1 - \frac{\beta_x}{a}\right)\frac{\alpha_y}{\beta_y}\right] - 1.$$

Une conséquence fort intéressante en résulte : lorsque la mastication devient plus postérieure, le binôme $1 - \beta_x/a$ décroît, tandis que le rapport α_y/β_y augmente. C'est cela même qui permet de comprendre qu'il peut y avoir, compte tenu de la forme de la mandibule, compensation entre ces deux quantités. Dans cette éventualité : $(1 - \beta_x/a)\,\alpha_y/\beta_y = C^{te}$, c'est-à-dire que r'_z ne varie pas. Nous ne sommes donc pas en contradiction avec les résultats expérimentaux de Gysi et d'Ackermann qui ont trouvé une constance de la réaction au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire située du côté travaillant. Mais notre analyse va plus loin que les leurs, puisque nos conclusions ne se limitent pas au cas d'une force masticatrice invariable. Nous partageons l'opinion de Piffault et Duhamel lorsqu'ils affirment : « Il faut bien avoir présent à l'esprit que ce résultat [1] ne vaut qu'à puissance masticatoire constante » et, à résistance alimentaire constante, l'intensité de $\vec{r'}$: « ... diminue assez rapidement à mesure que la mastication devient plus postérieure ».

En résumé, *au cours de la mastication, la mandibule est soumise, chez les Carnivores, à des forces réactionnelles appliquées au niveau des têtes condyliennes. Ces forces tendent soit à déformer l'arc mandibulaire à la faveur de la laxité symphysaire, soit à déplacer la mandibule, dans son ensemble, d'un mouvement de translation ectale ou entale. Les mouvements de latéralité, très rarement pris en considération, apparaissent comme indispensables au jeu normal des mâchoires chez les Carnivores.*

Au cours de la mastication unilatérale, les articulations temporo-mandibulaires sont le siège de réactions dirigées vers l'arrière, et cela d'autant plus que la résultante générale des forces masticatrices est oblique vers l'avant. Du côté travaillant, lors de la mastication sur les dents postérieures, le condyle mandibulaire est poussé vers le haut; au cours de la mastication sur les dents antérieures, il est tiré vers le bas; pour une position mathématiquement définie, la réaction s'annule. Du côté balançant, le condyle est toujours sollicité vers le bas.

Pour une résistance alimentaire donnée, l'effort à exercer vers le haut est d'autant plus faible que la mastication devient plus postérieure Cette règle vaut, non seulement chez une espèce définie, mais également pour l'ensemble des Carnivores, quelle que soit la longueur antéro-postérieure relative des batteries jugales.

B — MASTICATION BILATÉRALE.

Puisqu'il existe, dans le cas de la mastication bilatérale, deux résistances alimentaires $\vec{R}$ et $\vec{R'}$, les deux côtés droit et gauche de la mâchoire inférieure travaillent simultanément.

Développement des relations d'équilibre.

Dans la double hypothèse de la symétrie et de la synergie, le système de six équations devient :

$$\begin{aligned}
&r_x + r_x' + 2\,F_X = 0 \qquad \text{(I)}\\
&r_y + r_y' + 2\,F_Y = 0 \qquad \text{(II)}\\
&r_z + r_z' + 2\,F_Z - 2\,R = 0 \qquad \text{(III)}\\
&-2\beta_y R + 2\alpha_y F_Z + 2\alpha_z F_Y = 0 \qquad \text{(IV)}\\
&-a\,(r_z - r_z') = 0 \qquad \text{(V)}\\
&a\,(r_y - r_y') = 0 \qquad \text{(VI)}.
\end{aligned}$$

1. Le résultat de Gysi et Ackermann.

Source : MNHN, Paris

La condition d'équilibre, déduite de la relation (IV) est :

$$R = \frac{\alpha_y}{\beta_y} F_Z + \frac{\alpha_z}{\beta_y} F_Y.$$

Les relations (I), (II) et (III) conduisent aux mêmes conclusions qu'en cas de mastication unilatérale.

La relation (V) indique que $r_z = r'_z$; leur valeur commune r_Z est égale à $R - F_Z$.

Si $\vec{F_Y}$ est négligeable (chez les Ursidés, les Ailurinés et certains Mustélidés) : $F_Z > R$, puisque $\alpha_y/\beta_y < 1$; donc : $r_Z < 0$. La réaction condylienne est négative, c'est-à-dire dirigée vers le bas. Plus les points d'application des résistances alimentaires se déplacent vers l'avant ($\vec{R}$ et $\vec{R'}$ conservant la même intensité), plus la force $\vec{F_Z}$ doit être intense et, par suite, plus $\vec{r_z}$ croît. Ainsi, plus la mastication devient antérieure, plus les condyles mandibulaires sont tirés vers le bas.

Si, à l'instar de Gysi et Ackermann, nous fixons les intensités des forces masticatrices, plus les points d'application des résistances alimentaires seront antérieurs, plus $\vec{r_Z}$ sera élevé en valeur absolue; ce qui revient à dire que : à force musculaire constante, les réactions subies par les condyles sont d'autant moins intenses que la mastication est plus postérieure.

Rappelons enfin qu'en mastication unilatérale, nous avons établi qu'une force $\vec{F_Z}$ peut vaincre une résistance alimentaire : $2\,\alpha_y/\beta_y \,.\, F_Z$; en mastication bilatérale, la même force $\vec{F_Z}$ ne peut surmonter qu'une résistanee : $\alpha_y/\beta_y \,.\, F_Z$; nous pouvons donc affirmer qu'un Carnivore mord et mastique avec plus d'efficacité en agissant d'un seul côté. Au prime abord cela semble bien paradoxal. Mais l'observation confirme pleinement cette conclusion : chaque fois qu'un Fissipède doit rompre ou trancher un corps alimentaire résistant ou coriace, il l'intercale entre ses mâchoires uniquement d'un seul côté. Seuls les Hyénidés procèdent parfois autrement, mais alors intervient l'effet de choc.

Nous sommes ainsi, au terme de cette analyse bio-mathématique, conduit tout naturellement à envisager les différentes modalités de déformation des corps alimentaires rencontrées, lors de la mastication, chez les Carnivores actuels.

IV — DÉFORMATION DES CORPS ALIMENTAIRES AU COURS DE LA MASTICATION.

D'après Dahlberg (1946), Jankelson (1953), Vinton et Manly (1955), Kawamura et Tsukamoto (1959), Watanabe (1962) et Roubinov (1965), la consistance des aliments influe grandement sur l'amplitude et la forme des mouvements mandibulaires ainsi que sur le rythme et la durée des cycles de mastication. Il semble donc impossible de résoudre les problèmes posés par le broiement et la fragmentation des aliments à partir de la seule analyse des contraintes qu'ils subissent. Cela revient à dire que la nature des sollicitations mécaniques compte tout autant que l'intensité des efforts exercés. Tel corps alimentaire qui résiste bien à la compression, par exemple, pourra se déformer ou se rompre facilement si on le soumet à des efforts de flexion ou de torsion, et réciproquement. Pour comprendre les déformations des corps alimentaires nous devons, par conséquent, étudier les propriétés des forces extérieures qui leur sont directement appliquées d'une part, les possibilités intérieures de résistance qu'ils possèdent pour le genre de sollicitation mécanique qu'ils subissent, d'autre part.

Chez les Carnivores, les sollicitations auxquelles peuvent être soumis les proies et les aliments se classent en trois grandes catégories :

1° Des efforts intenses, réguliers et soutenus, suscitant des déformations franches qui entraînent la rupture.

2° Des efforts modérés ou faibles, variables en intensité au cours du temps, appliqués rythmiquement pendant une assez longue durée et entraînant le ramollissement (et non la division) du corps alimentaire.

3° Des actions percutantes, brutales et brèves, provoquant la rupture quasi-instantanée par effet de choc.

Il s'agit de phénomènes physiques radicalement différents et qui appellent, par conséquent, des méthodes d'analyse distinctes. La première catégorie groupe la plupart des actes exécutés, tant au cours de la fonction sectoriale que de la fonction broyeuse, par les Canidés. Il en va de même chez les Félidés

Source : MNHN, Paris

et Cryptoproctinés qui affirment la fonction lacératrice. Entrent aussi dans cette catégorie un grand nombre d'actes accomplis lors de la mastication par les autres Fissipèdes et, dans une moindre mesure, par les Pinnipèdes. Dans la seconde catégorie se rangent les actions mécaniques effectuées, au cours du broiement, par les grands Carnivores accusant la fonction triturante (Ours et Panda géant), ainsi que celles exécutées lors de la mordication par de nombreux Fissipèdes de petite taille (Mustélidés et Viverridés). Enfin, les briseurs d'os (Hyènes et Glouton) fournissent de bons exemples de rupture par choc classés dans la troisième catégorie. Il est licite de penser que de nombreuses formes fossiles machairodontoïdes et hyénoïdes accomplirent des actes de même nature.

Nous analyserons séparément ces trois modalités principales de la fragmentation et de la comminution des aliments.

1° DÉFORMATIONS FRANCHES.

La plupart des Fissipèdes fragmentent leurs aliments en lambeaux grossiers, mal calibrés et sommairement écrasés. La mastication se trouve ainsi réduite soit à une simple division, soit à un rapide concassage (*Enhydra*). Les dents provoquent la déformation réversible, puis irréversible, et enfin la rupture par compression, traction, cisaillement, flexion ou torsion. Dans chaque éventualité, la force directement appliquée au corps intercalé entre les arcades dentaires est supérieure à sa charge de rupture. Le mouvement mandibulaire est généralement unique, lent et régulier. Les problèmes soulevés par ce genre d'action mécanique ne peuvent être résolus à partir des lois de la Statique. C'est là un point très important et dont il faut bien mesurer les conséquences (particulièrement en Dentisterie, Prothèse et Morphologie expérimentales). La Statique envisage uniquement le cas des solides entretenant entre eux des contacts par *appui*. Or, la mastication, effectuée dans les conditions que nous considérons ici, requiert des contacts par *encastrement* que les mécaniciens distinguent radicalement des précédents. Lorsqu'un prédateur serre, par exemple, un os long entre ses mâchoires après avoir introduit une extrémité de ce dernier dans sa gueule, cet os, identifiable du point de vue mécanique à une barre rigide, est en équilibre sous l'action des forces qui lui sont directement appliquées, c'est-à-dire d'un système réductible en définitive à une force et à un couple. En cas d'encastrement, les réactions ne sont donc plus assimilables à une force unique, contrairement aux conditions rencontrées dans les contacts par appui. Cela conduit à la remarque suivante : il n'est possible de déterminer les réactions par les méthodes de la Statique qu'en cas d'astatisme. En revanche, si les encastrements ou les appuis deviennent surabondants, c'est-à-dire en cas d'hyperstatisme, on doit obligatoirement avoir recours aux lois de la résistance des matériaux.

Lorsque le prédateur exerce un effort de cisaillement ou de flexion sur l'os qu'il comprime entre ses mâchoires, afin de le briser, il fait naître, dans une partie au moins de ce solide, des efforts intérieurs qui tendent à le séparer en parties. Il vaincu suivant certains points bien déterminés — définissant la future surface de rupture — les forces de cohésion donnant à ce corps sa solidité. Du point de vue mécanique, les forces intérieures se présentent donc comme des tensions prenant naissance au sein d'un solide sous l'action des forces extérieures qui lui sont directement appliquées. La rupture se produit d'abord aux endroits de plus faible résistance, puis se propage à mesure que d'autres points lâchent. L'effort se trouve en quelque sorte reporté — avec une intensité relative accrue — sur les points qui résistent encore. C'est pourquoi nous attacherons une grande importance non seulement aux propriétés mécaniques des aliments, mais aussi à leur texture.

***

Au cours de la mastication, les Carnivores mettent en œuvre tous les types de déformation franche décrits en Mécanique. Ils sont d'ailleurs à peu près les seuls Mammifères à agir ainsi et ne le font nullement au hasard. Un véritable déterminisme semble présider aux divers actes du broiement et de la fonction coupante. Aussi peut-on caractériser, chez le Chien, les types de déformation à partir des propriétés mécaniques de l'aliment mastiqué. On peut faire de semblables observations chez les Carnivores appartenant à d'autres familles. A partir de là, il devient plus facile d'analyser les adaptations alimentaires et, en outre, d'interpréter les diverses spécialisations de l'appareil masticateur. Il est très intéressant de constater, à cet égard, l'accord qui existe entre les données de l'Anatomie et celles de la Biomécanique. En effet, les Canidés, qui présentent les caractères les moins spécialisés, mettent en œuvre simultanément plusieurs modes de déformation, même lorsque l'aliment est homogène et requiert pour être rompu un type de sollicitation bien défini. Ainsi, pour trancher un morceau de viande tendre, est-il

Source : MNHN, Paris

courant de les voir procéder par compression, extension, effort tranchant, alors que seule cette dernière action paraît nécessaire. De même, pour briser un os long, passent-ils du cisaillement à la flexion, puis à la torsion, pour revenir au cisaillement et ainsi de suite. Les Canidés donnent l'impression de « gaspiller » leurs possibilités, tant leur mécanique mandibulaire paraît brouillonne. Les Félidés, au contraire, ne font qu'exceptionnellement appel à la flexion, à la torsion ou à la compression. Ils disposent, en somme, de possibilités plus limitées. Cependant, ils exécutent le cisaillement et l'extension à la perfection. Le mécanisme des mâchoires atteint alors une extrême précision. Par surcroît, chaque type de déformation est toujours rigoureusement adapté, et d'emblée, aux propriétés mécaniques de l'aliment. Un Chat tranche toujours une masse charnue par cisaillement transversal et seulement de cette manière ; dilacère un tissu fibreux par extension, sans jamais effectuer inutilement d'efforts dans un autre sens.

Les observations précédentes nous autorisent à adopter le même plan d'exposition qu'en Anatomie en prenant comme type moyen de description le Chien et en signalant les particularités intéressantes rencontrées chez les autres Carnivores.

***

Pour analyser les efforts intérieurs, il est d'usage en Mécanique de séparer (par la pensée) le corps subissant les sollicitations en deux parties (1) et (2) limitées par une surface S découpant une section matérielle s dans le solide contraint. Le système (F) des forces extérieures (comprenant les forces directement appliquées et les actions de contact), équivalent à zéro ($\vec{R} = 0$ et $\vec{M} = 0$) se trouve ainsi subdivisé en deux systèmes (F_1) et (F_2), le premier s'appliquant sur la partie (1), le second sur la partie (2). Ces deux systèmes sont opposés mais, de plus, puisque le corps est en équilibre, chacune des parties se trouve elle-même en équilibre. C'est ce que les mécaniciens expriment en disant que la partie située d'un côté de la section matérielle exerce sur la partie située de l'autre côté un système de forces équivalent à celui auquel elle est elle-même extérieurement soumise. Il devient à partir de là extrêmement facile de définir et classer les efforts. Étant donné que l'une des parties d'un corps exerce sur l'autre un système de forces équivalent à celui qu'elle supporte, ce système équivaut à une force et à un couple dans le cas le plus général. Soient $\vec{R}$ cette force et $\vec{M}$ le moment du couple pris au centre de gravité de la section ; décomposons $\vec{R}$ en deux forces : $\vec{N}$, perpendiculaire à la section [1] et $\vec{T}$ dans le plan de section ; on a évidemment : $\vec{R} = \vec{N} + \vec{T}$. Décomposons le couple de moment $\vec{M}$ en deux couples : l'un de moment $\vec{M}_t$, perpendiculaire à la section ; l'autre de moment $\vec{M}_f$ situé dans le plan de section. On a également : $\vec{M} = \vec{M}_t + \vec{M}_f$.

Le système des forces intérieures exercé par une partie sur l'autre au niveau de la section matérielle qui les limite équivaut donc à l'ensemble des deux forces $\vec{N}$ et $\vec{T}$ et des deux couples de moments $\vec{M}_t$ et $\vec{M}_f$. Quels systèmes de forces extérieures peuvent donner naissance séparément à chacun de ces quatre efforts?

— Si le système des forces intérieures est réductible à une force unique $\vec{T}$ située dans le plan de section, on dit que le solide « travaille au cisaillement transversal » et l'effort $\vec{T}$ est nommé « effort tranchant ». C'est ce qui se passe lorsqu'un Carnivore découpe la chair en lambeaux entre les lamelles de ses dents carnassières.

— Si le système des forces intérieures est réductible à une force unique $\vec{N}$ perpendiculaire à la section, on dit que le solide « travaille à la compression » (lorsque les deux parties sont sollicitées l'une vers l'autre) ou « à l'extension » (lorsque les deux parties tendent à se séparer) ; la force $\vec{N}$ est dite « effort normal ». C'est ce qui se produit lorsqu'un Carnivore écrase un aliment tendre entre les faces triturantes de ses mâchelières ou bien lorsqu'il dilacère un corps fibreux ou élastique entre ses carnassières supérieure et inférieure.

— Si le système des forces intérieures se réduit à un couple de moment $\vec{M}_f$ dans le plan de section, le solide « travaille à la flexion pure » et le couple de moment $\vec{M}_f$ est nommé « couple de flexion ». C'est ce qui se passe lorsque le prédateur essaie de briser une diaphyse en maintenant l'une

1. Il s'agit ici d'une section plane.

Source : MNHN, Paris

des extrémités à l'aide des pattes antérieures et en faisant pivoter la tête dans un plan de l'axe diaphysaire, tout en serrant énergiquement les mâchoires au niveau de son extrémité opposée.

— Si le système des forces intérieures se réduit à un couple de moment $\vec{M}_t$ perpendiculaire à la section, on dit que le solide « travaille à la torsion » et le couple de moment $\vec{M}_t$ est nommé « couple de torsion ». C'est ce qui se produit lorsque le prédateur de l'exemple précédent fait pivoter sa tête autour du grand axe de la diaphyse qu'il tente de rompre.

Remarquons pour terminer que, dans la pratique, un corps alimentaire est souvent appelé à supporter des efforts conjugués. Ainsi, les Carnivores peuvent appliquer simultanément sur une section, un couple de flexion $\vec{M}_f$ et un effort tranchant $\vec{T}$; le solide travaille alors à la fois à la flexion et au cisaillement (ce que l'on nomme « flexion plane » en Mécanique) ; il ne s'agit là, en aucune façon, d'une restriction gênante puisqu'en cas d'efforts conjugués, les déformations résultantes sont la somme des déformations élémentaires due à chacun des efforts.

Nous analyserons successivement les différents types de sollicitation.

Cisaillement transversal (Fig. 38).

Le cisaillement transversal représente à la fois la modalité la plus courante et la plus caractéristique des Carnivores. On l'observe au cours de la mastication des aliments tendres, de composition homogène et trop volumineux pour être introduits dans la gueule. L'exemple-type en est fourni par les masses musculaires arrachées par le prédateur au niveau de l'échine, des épaules et des cuisses de la proie. Les Canidés pratiquent couramment le cisaillement transversal, mais d'une manière assez sommaire. Les Félidés et les Hyénidés le réalisent à la perfection. Les Viverridés utilisent souvent ce genre de fragmentation, mais ceux de petite taille corporelle tendent à lui substituer un mode de pétrissage très particulier (mordication) ; cette tendance est encore plus fréquente chez les Mustélidés. Les Ursidés et les Procyonidés sont très limités dans ce domaine, en raison des modifications des faces occlusales de leurs dents jugales. Quant aux Pinnipèdes, ils peuvent trancher les corps peu résistants par cisaillement transversal par action des dents isolée. Enfin, certains Carnivores ne peuvent travailler les aliments de cette façon ; c'est le cas, par exemple, de la Loutre marine dont les dents aux cuspides arrondies ont perdu tout pouvoir sectorial.

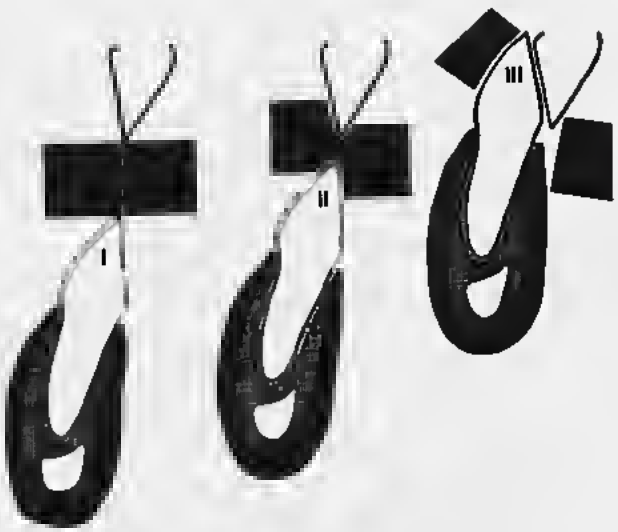


Fig. 38. — *Rupture par cisaillement transversal d'un corps alimentaire.* I, position initiale des carnassières travaillantes (le trigone et le trigonide sont alignés). II, cisaillement. III, rupture.

En général, l'aliment ou la proie sont cisaillés par les carnassières. Les lamelles de P^4 et M_1 situées du côté travaillant se placent dans un même plan vertical, à la manière des mâchoires d'une cisaille. Cela suppose que la mandibule se soit préalablement abaissée et déportée légèrement, à droite ou à gauche. Le cisaillement transversal suppose nécessairement une mastication uni-latérale. Tout d'abord, les deux biseaux d'attaque, constitués en haut par le paracône et le métastyle de P^4, en bas par le trigonide de M_1, s'implantent dans le corps alimentaire. Ils se rapprochent ensuite jusqu'à ce que le tubercule culminant du trigonide de M_1 (en général le protoconide) affleure la cuspide la plus saillante de P^4 (habituellement le protocône).

A partir de ce moment, tous les points mandibulaires décrivent des hélices, le mouvement de rotation axiale bicondylienne se combinant à une translation centripète. La mâchoire inférieure est ainsi reconduite en position d'occlusion centrée. M_1 travaille alors uniquement par le versant vestibulaire de son trigonide, le talonide n'intervenant nullement. L'aliment est laminé entre ce versant et la face palatine de P^4. La rupture se produit pour un effort tranchant $\vec{F}_t$ supérieur à la résistance $\vec{R}_t$ que peut supporter la section droite contenue dans le plan des mors de la cisaille. Les deux carnassières fonctionnent exactement à la manière d'une guillotine. L'aliment se trouve divisé en deux parties, le

Source : MNHN, Paris

lambeau qui tombe à l'intérieur de la gueule étant rapidement dégluti. Lorsque les dents travaillantes antagonistes se sont rapprochées, dans le plan de section, d'une quantité g, qualifiée de « glissement » en Mécanique, la relation suivante est satisfaite :

$$g = K \frac{F_t}{s}$$

dans laquelle K est une constante caractéristique du corps tranché, F_t l'intensité de l'effort tranchant et s l'aire de la section droite située dans le plan des deux mors. La rupture se produit pour un glissement égal à la distance d séparant les deux carnassières au moment de l'attaque de l'aliment. Au cours de cet exercice, la carnassière inférieure subit une double sollicitation : premièrement, un effort vertical tendant à enfoncer la racine mésiale dans la *spongiosa* mandibulaire; ensuite, une force tangentielle poussant la lamelle vers l'extérieur. Ces effets sont compensés par le ligament alvéolo-dentaire ainsi que par l'os diploïque dont l'organisation s'accorde parfaitement avec ce genre de contraintes. Nous remarquerons enfin que le cisaillement sera d'autant plus efficace que le glissement sera lui-même élevé ; or ce dernier sera d'autant plus grand que la hauteur d'engrenure (distance maximale séparant, en état d'occlusion centrée, le point culminant de la carnassière inférieure du point le plus déclive de la carnassière supérieure) sera plus forte. Cela montre l'importance de la surélévation des couronnes des prémolaires et des molaires.

Compression.

C'est par compression que les Canidés écrasent les aliments tendres : lambeaux de viande venant d'être tranchés ou déchirés, aliments végétaux (petites baies, drupes, tubercules...), Insectes, Mollusques, petits Mammifères et Oiseaux, charognes ramollies, détritus, etc. Les Ursidés et Procyonidés font largement appel à cette modalité de mastication; la morphologie de leurs dents jugales (y compris les carnassières) se prête bien à la compression. Ainsi, les Ours bruns peuvent broyer les jeunes pousses d'une Ombellifère tubéreuse (*Conopodium majus*) et ses tubercules tendres dont ils se gavent goulûment. Ils réduisent de même en pulpe fluide les bourgeons, les racines, les rhizomes de Liliacées, les épis de Graminées, les Champignons, les fruits les plus variés, les tiges succulentes, les Mollusques, les Poissons, les Batraciens, les petits Mammifères, Oiseaux et Reptiles etc. Il ressort de cette liste que les aliments travaillés par compression sont fort divers mais, le plus souvent, de dimensions réduites ou moyennes (eu égard à celles de la cavité buccale) et, soit de consistance molle et de composition homogène, soit de composition hétérogène et associant alors des parties dures à des parties tendres (par exemple : des drupes à noyau, des animaux à coquille, exosquelette chitineux ou calcaire). On trouve également des aliments tels les graines, les akènes et les petits Insectes qui demandent non seulement à être écrasés mais, du fait qu'ils se présentent sous une forme dispersée, à être rassemblés en une masse plastique imbibée de salive. Il s'agit donc d'un résultat inverse de celui que l'on observe après le cisaillement transversal qui provoque la division du corps alimentaire. Dans ce cas, le Carnivore opère par mouvements de coaptation rapides et répétés des mâchoires, un peu comme les Insectivores. Les Mustélidés et les Viverridés procèdent fréquemment ainsi. Il en va de même pour l'Otocyon et les petits Canidés comme le Fennec.

Le Phoque crabier, le Morse et la Loutre marine posent un problème particulier. C'est, en effet, par écrasement ou concassage qu'ils parviennent à briser les carapaces des Crabes et des Oursins, ainsi que les coquilles des Bivalves. C'est également par compression qu'ils broient les Mollusques, les petits Poissons et les Algues marines.

Enfin, ni les Hyènes ni les Félins n'utilisent la compression [1] au cours de la mastication. Ils en seraient d'ailleurs bien incapables étant donnée la réduction, voire la disparition, des arrière-molaires et du talonide de la carnassière inférieure. De même, les Otariidés et la plupart des Phocidés ne compriment pas leurs aliments.

Chez les Canidés, le corps alimentaire est écrasé entre le talonide de la carnassière, la seconde et la troisième molaires inférieures d'une part, les molaires supérieures, d'autre part. Chez les Ursidés et les Procyonidés, l'aire de compression s'étend pratiquement à toute la surface occlusale des blocs jugaux. Chez les Mustélidés, où les mêmes dents sont responsables de l'écrasement, il est fréquent d'observer un accroissement de la surface triturante des molaires supérieures qui tantôt s'élargissent en plate-

1. Sauf dans le cas très particulier des soins apportés au pelage lorsqu'ils écrasent les parasites, ou les particules de terre collées aux poils, entre leurs incisives.

Source : MNHN, Paris

forme, tantôt se déprimen en coupelles ou en mortiers et reçoivent les cuspides antagonistes à la manière de pilons, tantôt enfin se subdivisent en deux ou trois plans étagés, disposés en marches d'escalier.

Dans cette modalité de la mastication par compression, la mandibule, après un léger abaissement, s'élève énergiquement suivant un mouvement de rotation axiale bi-condylienne pure. Tous ses points décrivent des arcs de cercles inscrits sur des cylindres axés sur le segment joignant les deux centres articulaires. La mastication, unilatérale lorsque l'aliment offre une grande résistance, peut devenir bilatérale dans le cas d'un corps tendre. Dans le domaine des déformations réversibles élastiques, la compression λ est donnée par la relation :

$$\lambda = \frac{LF}{E's}$$

λ étant la compression, L la distance séparant les surfaces occlusales antagonistes, F la force appliquée, s la section du corps intercalé entre les dents et E′ le module d'Young à la compression (caractéristique du corps comprimé). Au-delà de la limite d'élasticité, la rupture se produit pour une valeur R′ de la contrainte F/s nommée « charge de rupture à l'écrasement ».

Nous devons dès à présent signaler deux phénomènes particuliers que l'on peut observer, au niveau des monophysaires, au cours de la mastication, et qui, en dépit des apparences, sont étrangers à la compression. Les Canidés introduisent souvent directement dans leur gueule des corps très durs, osselets ou fragments d'os longs, afin de parfaire leur fragmentation. Ces débris rigides se trouvent

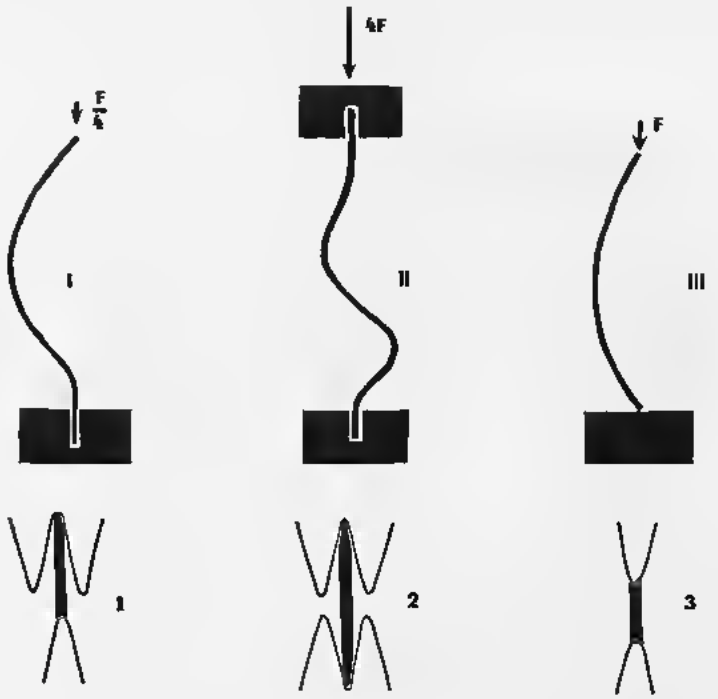


FIG. 39. — *Déformation par flambage.*

I, corps déformé encastré à l'une de ses extrémités ; I, action combinée d'une cuspide dentaire inférieure et d'un sillon inter-cuspidien supérieur réalisant le dispositif I ; II, corps déformé encastré à ses deux extrémités ; 2, action combinée de deux sillons inter-cuspidiens antagonistes réalisant le dispositif II ; III, déformation d'un corps non encastré ; 3, action en bout à bout de deux cuspides dentaires antagonistes placées en opposition et réalisant le dispositif III.

ainsi coincés entre les cuspides vestibulaires et linguales du talonide de la carnassière et de la seconde molaire inférieures d'une part, les cuspides intermédiaires des molaires supérieures antagonistes (protoconule, protocône, métacône et hypocône), d'autre part. Or, ces cuspides ne sont pas en opposition. Les tubercules inférieurs sont décalés dans le sens vestibulo-lingual par rapport aux supérieurs et ne tendent aucunement à les rejoindre au cours du resserrement des mâchoires, mais à pénétrer dans les sillons inter-cuspidiens qui les séparent. Les corps rigides coincés entre les molaires supérieures et inférieures ne sont donc point comprimés mais travaillent à la flexion plane (Fig. 39).

Source : MNHN, Paris

Dans le cas d'aliments de composition hétérogène, entourés d'une coque résistante, cette dernière peut être identifiée à une lame rigide chargée de bout et non de flanc. Dans cette éventualité, la déformation ne se fait plus par écrasement mais par flambage, modalité de la flexion. C'est ainsi qu'éclatent les corticales compactes des petits fragments osseux, les carapaces, les coquilles des Crustacés et Mollusques, de même que les exosquelettes chitineux des Insectes et les enveloppes cellulosiques ou siliceuses de certains aliments végétaux. Il est très intéressant de remarquer à cet égard que si le corps mastiqué est articulé à ses deux extrémités, le flambage se produit pour une force $\vec{F}$; si les deux extrémités sont encastrées, pour une force $\vec{F'}$ telles que : $F' = 4F$; enfin, si l'une des extrémités est encastrée et l'autre libre, pour une force $\vec{F''}$ égale à $F/4$. C'est cette dernière condition, la plus favorable, qui se trouve réalisée chez les Fissipèdes, du fait de l'opposition des sillons inter-cuspidiens aux tubercules antagonistes. Or, les espèces adaptées à un régime composé d'aliments se présentant sous forme de petites particules comportant chacune une tunique résistante et un intérieur tendre ou mou, sont habituellement pourvues de dents jugales à cuspides saillantes séparées par des sillons anfractueux aux versants abrupts. Cela permet l'encastrement des particules d'un côté, tandis que de l'autre s'exerce la pression. Dans ces conditions, le corps éclate pour une force seulement égale au quart de celle que nécessiterait sa rupture par compression. On attribue fréquemment l'efficacité des actes de mastication des Mammifères entomophages ou granivores au fait que les cuspides de leurs dents sont pointues, ce qui n'est pas mécaniquement exact. L'efficacité n'est pas due à la saillie des tubercules mais à la profondeur des sillons intercuspidiens assurant le maintien des corps alimentaires. Ces dents tirent leur remarquable propriété non point de leurs reliefs (dont nous verrons plus loin le rôle) mais de leurs creux. C'est ainsi qu'en mordillant les épiphyses des os longs, les Canidés rompent les trabécules osseuses et réduisent peu à peu le tissu diploïque en une bouillie abondamment imbibée de salive et déglutie à la manière d'un liquide.

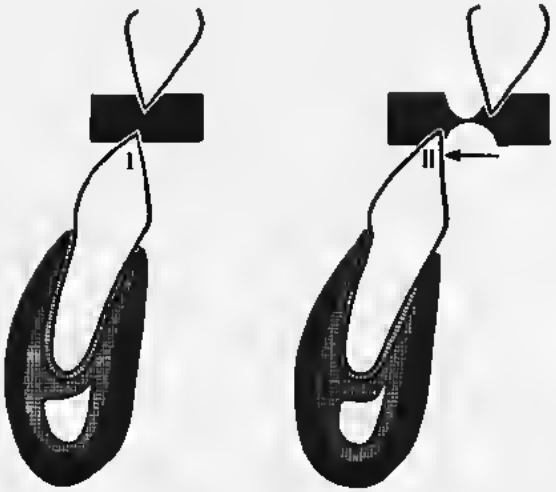


FIG. 40. — *Déformation d'un corps alimentaire par extension.* I, position initiale des carnassières travaillantes. II, extension du corps alimentaire.
La flèche indique le sens du déplacement actif dirigé entalement (tout déplacement mandibulaire ectal est passif et résulte à la fois du relâchement du ptérygoïdien latéral et de la tension élastique du corps alimentaire étiré).

EXTENSION. (Fig. 40).

L'extension intervient au cours de la dilacération des aliments fibreux ou élastiques. Elle met en jeu des mouvements mandibulaires de latéralité. Les cuspides du trigonide de la carnassière inférieure travaillante, contenues au départ dans un plan voisin de celles du trigone antagoniste, se portent brusquement en dedans. C'est ainsi que les Canidés, les Mustélidés, les Viverridés et les Félidés déchirent les viscères et déchiquètent les masses musculaires fortement tendinifiées. Les Ursidés, les Ailurinés et les Pinnipèdes sont inaptes à pratiquer ce mode de déformation.

L'aliment est tout d'abord étiré et, tant que la force déployée demeure insuffisante (domaine des déformations élastiques), l'allongement λ est donné par la relation :

$$\lambda = \frac{LF}{Es}$$

L étant la distance transversale séparant les cuspides travaillantes, F la force développée, s la section du corps alimentaire (perpendiculaire à la direction de l'extension) et E le module d'Young à l'extension (caractéristique du corps mastiqué).

λ étant très faible, pour dilacérer un aliment, le prédateur doit vaincre une résistance relativement plus forte qu'en cas de compression ou de cisaillement transversal. Il n'est pas rare d'observer de véritables mouvements de va-et-vient dans le sens transversal, dus au rappel vers l'extérieur de la mandibule, ce rappel étant provoqué par l'élasticité du corps distendu qui retourne à ses dimensions primitives. Aussi l'animal modifie-t-il incessamment la position du corps alimentaire, jusqu'à ce qu'il trouve un niveau plus faible lui permettant de travailler au-delà du domaine d'élasticité. L'allongement augmente alors très vite avec l'effort (ces quantités ne sont plus proportionnelles), jusqu'au moment de la rupture.

Ce qui caractérise la dilacération du point de vue bio-mécanique, c'est qu'elle s'assortit uniquement

Source : MNHN, Paris

de sollicitations tangentielles. Elle engendre une force dirigée transversalement et qui tend à porter la lamelle de la carnassière inférieure du côté vestibulaire; elle n'exerce, par contre, aucune contrainte verticale.

Remarquons enfin que l'extension intervient lors de l'arrachement de fragments prélevés sur une proie ou lors de son dépeçage. Tous les Fissipèdes, y compris les Ursidés, procèdent alors de la même manière. Ils introduisent une petite quantité de chair ou un coin de peau entre leurs incisives et, tout en maintenant les mâchoires énergiquement serrées, en déchirent un grand lambeau en reculant la tête ou le corps dans son ensemble. Dans ce cas, la musculature masticatrice se contracte isométriquement et n'effectue qu'un travail statique. C'est, en fait, la musculature de la nuque et des membres qui accomplit le travail dynamique nécessaire à l'extension.

Action combinée d'un effort tranchant et d'un effort normal.

Le carnassier peut rapprocher ses mâchoires sans aligner les biseaux du trigone et du trigonide. Cela se produit lorsqu'il effectue de légers mouvements mandibulaires dans le sens vestibulo-lingual, ou lorsqu'il travaille un solide long et rigide simultanément avec les deux hémi-mandibules. La première éventualité se rencontre chez les Canidés et les Félidés qui essaient de sectionner un corps tendre très volumineux ou qui rognent la couche de cartilage revêtant une épiphyse de contour arrondi ; la seconde s'observe chez les Hyènes en train de briser des côtes ou des diaphyses. Ce genre de déformation, nommé « cisaillement »[1] en Mécanique, associe une extension à un cisaillement transversal, la sollicitation étant à la fois longitudinale, par rapport au grand axe du corps alimentaire, et diamétrale, par rapport à sa section. Le glissement g est alors donné par la formule :

$$g = \frac{LF}{Gs}$$

F étant la force appliquée, L la distance séparant les deux mors, G le module d'Young au cisaillement et s l'aire de la section droite. La valeur de G, pour un solide donné, est voisine de 2/5 E, E étant le module d'Young à l'extension. Cette constatation conduit à une remarque importante : *l'effort que devra fournir un Carnivore pour déformer et rompre un alimeut sera moindre s'il le cisaille que s'il l'étend ou le comprime.* Si nous considérons deux corps alimentaires de même masse, de dimensions égales, de nature et de texture identiques, la force que devra développer un prédateur pour le diviser à l'aide de ses carnassières variera sensiblement en fonction du genre de déformation mis en œuvre. En effet, pour qu'un glissement g, obtenu par cisaillement, soit égal à une élongation λ, obtenue par traction, il faut :

$$g = \frac{LF_c}{Gs} = \lambda = \frac{LF_e}{Es} \qquad \text{d'où} \qquad EF_c = GF_e.$$

Or, le module d'Young au cisaillement étant inférieur au module d'Young à la traction, $G/E = x$, avec $x < 1$ (dans la pratique : $x \sim 2/5$). Par conséquent : $EF_c = ExF_e$, d'où $F_c = xF_e$ et $F_c < F_e$. Ce raisonnement nous permet de comprendre la signification des deux faits suivants :

— La déformation par extension paraît pénible ; même les Félins qui l'accomplissent correctement s'y livrent peu. Lorsqu'un aliment coriace résiste trop, il est rapidement laissé pour compte.

— Au cours de la mastication, les Fissipèdes font exécuter à leur mandibule de faibles mouvements transversaux. Ils trouvent ainsi, inconsciemment, les conditions du cisaillement transversal. Dans ce cas, il leur est en effet beaucoup moins pénible de trancher l'aliment que de le cisailler, puisque le cisaillement, impliquant une extension, combine un effort tranchant et un effort normal. Effectivement le prédateur essaie de travailler, d'instinct, dans les conditions de moindre effort. C'est cela même qui nous permet de voir dans les mouvements mandibulaires de latéralité des actes d'accomodation, tandis que ceux de rotation axiale bicondylienne apparaissent essentiellement comme des actions de force. Poussant plus loin le raisonnement, nous pouvons admettre que les faisceaux musculaires susceptibles de mouvoir la mandibule ectalement et entalement (le ptérygoïdien latéral notamment) s'apparentent aux muscles de souplesse; ceux qui l'élèvent en la faisant pivoter autour de l'axe bicondylien (le temporal particulièrement) se rangeant dans la catégorie des muscles de puissance.

1. Cisaillement tout court, à ne pas confondre avec le caisaillement transversal étudié plus haut.

Source : MNHN, Paris

Flexion.

En présence d'un corps alimentaire rigide, de forme cylindrique ou prismatique, la plupart des Fissipèdes se comportent de semblable manière. Ils appuient sur le sol l'une des extrémités de ce corps qu'ils immobilisent à l'aide des pattes antérieures. Après avoir saisi l'autre extrémité dans leur gueule, ils font pivoter leur tête dans différentes directions, par le jeu combiné des muscles cervicaux et nuchaux. Fréquemment, le tronc et les membres participent activement à ce genre d'exercice. L'aliment travaille ainsi de trois manières différentes : à la « flexion simple », à la « flexion plane », et à la « torsion ». Quoique ces trois types de déformation ne soient jamais mis en œuvre indépendamment les uns des autres (contrairement à ceux que nous avons examinés jusqu'à présent), nous devons les analyser séparément. Nous ne perdrons toutefois pas de vue que la rupture résulte de leur conjonction.

Flexion simple (Fig. 41).

Le système des forces intérieures sur la section sollicitée se réduit à un couple dont le moment est situé dans le même plan qu'elle. Pour la commodité du raisonnement, nous envisagerons le cas d'un corps alimentaire solide prismatique possédant un plan de symétrie longitudinal. Par « fibres » on désigne, en Dynamique du solide, un filet de matière parallèle au grand axe d'un corps [1]. La « fibre moyenne » ou « fibre neutre » est, par convention, celle qui joint tous les centres de gravité des sections droites du solide en état de repos. Nous la supposerons rectiligne pour plus de simplicité.

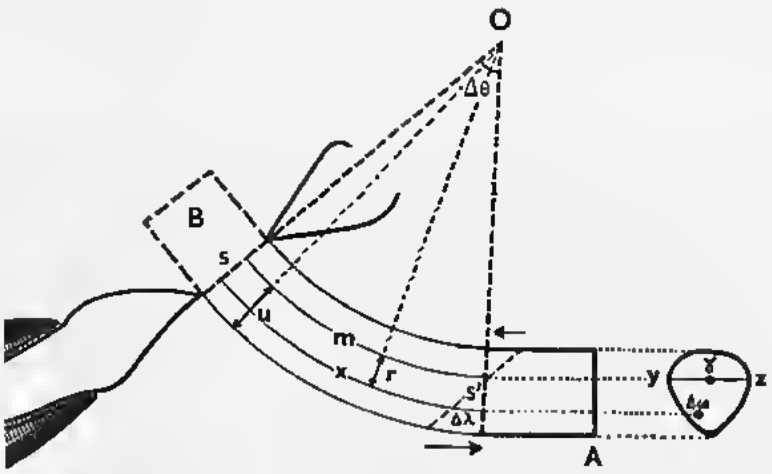


Fig. 41. — *Déformation d'un corps alimentaire par flexion simple.* Les carnassières travaillantes se placent obliquement, en raison de l'inclinaison de la tête vers le sol sur lequel s'applique l'extrémité libre du corps alimentaire fléchi.

Sous l'action du couple de flexion, le corps alimentaire se courbe ; ses fibres deviennent curvilignes à concavité supérieure. Considérons un tronçon limité par deux sections droites s et s', parallèles avant déformation et déterminant, après flexion, un angle $\Delta\theta$. La fibre moyenne m conserve toujours la même longueur ; par contre, les fibres situées au-dessus de m se compriment, tandis que les inférieures s'allongent. La flexion simple associe donc une compression à une extension[2].

Étudions une fibre x quelconque, de section $\Delta\omega$ et de longueur λ au repos ; étirée en λ', elle subit une extension : $\Delta\lambda = \lambda' - \lambda$. Cet allongement est le fait d'une force Δf, telle que :

$$\Delta f = E \,.\, \Delta\omega \,.\, \frac{\Delta\lambda}{\lambda} \text{ (loi de l'extension).}$$

Si r représente la distance qui sépare la fibre x de la fibre neutre m : $\Delta\lambda = r \,.\, \Delta\theta$ (l'angle étant exprimé en radians); d'où : $\Delta f = E \,.\, \Delta\omega \,.\, r \,.\, \Delta\theta / \lambda$. Considérons à présent l'ensemble des forces qui agissent

1. Cette dénomination ne suppose nullement que la matière ait une texture fibreuse. Il s'agit-là d'un artifice de raisonnement comparable à celui qu'utilisent les physiciens en Dynamique des fluides lorsqu'ils se fondent sur des « tranches » de liquide (ex. : lois de l'écoulement des liquides de Bernouilli).

2. Deux hypothèses sont faites sur la déformation : les sections droites restent *planes* et se déplacent tout en demeurant *perpendiculaires à la fibre moyenne déformée circulairement.*

Source : MNHN, Paris

sur les fibres constituant le solide, c'est-à-dire le système de forces intérieures s'exerçant sur s. Soit M le moment résultant au centre de gravité γ ; le moment m de l'une d'entre elles est :

$$m = r \,.\, \Delta f = \mathrm{E} \,.\, \frac{\Delta\theta}{\lambda} \,.\, r^2 \,.\, \Delta\omega.$$

Tous les moments des forces élémentaires sont de même sens sur l'axe yz portant M ; λ et $\Delta\theta$ étant indépendants de l'élément considéré, la somme des moments élémentaires m pour tous les éléments de surface $\Delta\omega$ à la distance r est donc :

$$\sum m = \mathrm{M} = \sum \mathrm{E} \frac{\Delta\theta}{\lambda} r^2 \Delta\omega = \mathrm{E} \,.\, \frac{\Delta\theta}{\lambda} \sum r^2 \,.\, \Delta\omega.$$

L'expression $\Sigma r^2 \Delta\omega$ dépend uniquement de la forme de la section matérielle s. Les mécaniciens la nomment : « moment d'inertie de la section par rapport à l'axe de flexion » et la symbolisent par la lettre I dans leurs formules. Si u désigne la distance séparant la fibre superficielle la plus éloignée de la fibre neutre (c'est-à-dire la plus grande valeur de r), la rupture se produira pour un effort R tel que :

$$\mathrm{R} \geq \mathrm{E} \,.\, u \,.\, \frac{\Delta\theta}{\lambda}$$

c'est-à-dire : $\mathrm{R} \geq \mathrm{M}u/\mathrm{I}$, u et I dépendant uniquement de la nature de l'aliment, M des propriétés des forces extérieures qui lui sont appliquées. Le corps fléchi se rompra donc au niveau des dents constituant l'encastrement, s'il est homogène, ou de sa plus faible section, s'il est hétérogène. Ce qui caractérise ce mode de fragmentation c'est, d'une part, la grande dépense d'énergie qu'il requiert (à la force des muscles masticateurs doit obligatoirement s'ajouter celle des muscles cervicaux et nuchaux), et, d'autre part, l'absence de mouvement relatif des mâchoires (de la saisie jusqu'à la rupture).

Flexion plane.

Le corps alimentaire subit une double sollicitation : un couple, de moment $\overleftrightarrow{\mathrm{M}}$, tendant à le fléchir, et un effort tranchant s'exerçant dans l'une de ses sections transversales s. Le système des forces appliquées sur l'une des parties de ce solide limitée par la section transversale tranchée s, est réductible à une résultante générale $\overrightarrow{\mathrm{T}}$ (effort tranchant) et à un couple de moment $\overleftrightarrow{\mathrm{M}}$ au centre de gravité de la section s (couple de flexion). La flexion est dite « plane » parce que la résultante $\overrightarrow{\mathrm{T}}$ siège dans le plan du couple de flexion ; $\overrightarrow{\mathrm{T}}$ est en effet perpendiculaire à $\overleftrightarrow{\mathrm{M}}$.

Toute portion d'un solide travaillant à la flexion plane est réductible à un élément prismatique de longueur Δl et de bases s et s'. L'élément de prisme [1] est soumis à l'action des forces intérieures appliquées de part et d'autre de s et s' : effort tranchant $\overrightarrow{\mathrm{T}}$ et couple de flexion simple de moment $\overleftrightarrow{\mathrm{M}}$; effort tranchant $-\overrightarrow{\mathrm{T}'}$ et couple de flexion de moment $-\overleftrightarrow{\mathrm{M}'}$. A l'équilibre : $\overrightarrow{\mathrm{T}} - \overrightarrow{\mathrm{T}'} = 0$; par conséquent : $\overrightarrow{\mathrm{T}} = \overrightarrow{\mathrm{T}'}$. De plus, $\mathrm{M} + \mathrm{T}\,\Delta l - \mathrm{M}' = 0$. Or, $\overleftrightarrow{\mathrm{M}} - \overleftrightarrow{\mathrm{M}'}$ est la variation $\overleftrightarrow{\Delta\mathrm{M}}$ correspondant à la variation Δl. Lorsque Δl tend vers zéro, $\overleftrightarrow{\Delta\mathrm{M}}$ tend aussi vers zéro ; corrélativement :

$$\mathrm{T} = -\frac{d\mathrm{M}}{dl}$$

Cette relation donne la variation de l'effort tranchant, connaissant celle du moment fléchissant.

Chez les Carnivores, la flexion plane intervient sous deux formes différentes au cours de la mastication : rupture d'un os long serré entre les molaires à l'une de ses extrémités, libre à l'autre, et soumis à la force engendrée par l'inclinaison latérale énergique de la tête ; rupture d'un petit fragment rigide coincé entre les cuspides de deux molaires travaillantes antagonistes. Chez les Mustélidés, une troisième modalité peut s'ajouter aux deux précédentes : la rupture d'un fragment alimentaire encastré

1. La partie du corps alimentaire serrée entre les molaires et maintenue par les pattes antérieures.

Source : MNHN, Paris

à l'une de ses extrémités, appuyé en l'un de ses points, et partiellement soumis à l'extention. Nous envisagerons ces trois cas successivement.

Premier cas : Corps alimentaires rigide encastré à l'une de ses extrémités, libre à l'autre, et soumis à une force unique.

Pour plus de simplicité nous supposerons le corps alimentaire symétrique par rapport au plan dans lequel s'exerce la force F qui est perpendiculaire à la fibre neutre et s'applique à une distance a de l'encastrement (Fig. 42).

Le corps alimentaire est encastré entre les arcades dentaires, à droite et à gauche. En état d'équilibre, la force F a ses effets annulés par ceux du système de réaction dû à l'encastrement. Toute section située, par rapport à ce dernier, au-delà de celle contenant F ne subit ni moment fléchissant, ni effort tranchant. En franchissant la section d'abscisse a, l'effort tranchant passe brusquement de zéro à F. Dans une section quelconque d'abscisse x, le moment résultant prend la valeur : F $(a - x)$. Le moment fléchissant est, par conséquent, déterminé pour toutes les sections jusqu'au niveau des dents qui maintiennent le corps alimentaire :

$$-\frac{dM}{dx} = F.$$

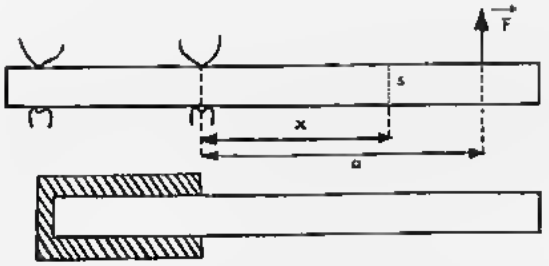


Fig. 42. — *Rupture par flexion d'un corps alimentaire encastré à l'une de ses extrémités, libre à l'autre et soumis à une force unique.*

En haut : représentation schématique du corps alimentaire saisi dans la gueule. En bas : système mécanique correspondant constitué d'une barre prismatique rigide encastrée (encastrement en hachures).

Il augmente donc à mesure qu'on s'éloigne de F et atteint son maximum Fa à l'aplomb des molaires travaillantes. L'aliment se rompra fréquemment au ras de l'encastrement dentaire, mais la résistance variera — toutes autres conditions étant égales par ailleurs — en fonction de la *forme* du corps alimentaire. Jusqu'à présent, dans les types de déformation que nous avons considérés, les propriétés mécaniques (dureté, résilience, malléabilité...) intervenaient seules. Nous constatons ici, qu'indépendamment des dimensions absolues (longueur, aire ou volume), la forme du corps alimentaire peut conditionner la mastication. Nous vérifions ainsi l'extrême complexité du problème posé par les régimes alimentaires et la prudence avec laquelle on doit recevoir les interprétations des morphologistes et écologistes qui, sans se soucier des lois de la déformation des matériaux, établissent d'étroites correspondances entre les gabarits bunodonte, sécodonte ou lophodonte (toechodonte ou sélénodonte) et les mouvements mandibulaires d'une part, les adaptations à tel ou tel régime, d'autre part.

Nous prendrons en considération le cas le plus simple d'un corps rectangulaire, de longueur L et de largeur l, sur lequel s'exerce une force $\vec{F}$. L'étude de la flexion simple nous a permis de préciser la relation liant entre eux, à l'équilibre, le moment d'inertie I, le moment fléchissant $\vec{M}$, la distance u séparant la fibre neutre de la fibre qui lui est le plus éloignée et la résistance $\vec{R}$:

$$R = \frac{Mu}{I}$$

Nous allons maintenant préciser la signification du facteur I, moment d'inertie d'une surface par rapport à un axe. Soient S une surface plane et $\vec{z'z}$ un axe contenu dans le même plan qu'elle. Soit une fraction infinitésimale de S, $d\omega$, située à la distance r de $\vec{z'z}$. On appelle moment d'inertie, I, de la surface S par rapport à l'axe $z'z$, la quantité (Fig. 43) :

$$I = \sum r^2 \, d\omega$$

somme effectuée sur tous les éléments infinitésimaux de S. La surface S est décomposable en surfaces partielles ayant chacune un moment d'inertie par rapport à l'axe de référence. La détermination du moment total se ramène donc à un simple problème de calcul intégral reposant sur le découpage de S en « bandes » (suivant la même méthode que celle permettant de déterminer les centres de gravité).

Source : MNHN, Paris

$\overrightarrow{z'z}$ coïncidant avec une médiane, pour la bande élémentaire : $d\omega = l dx$ (la distance r est ici égale à x) ; par suite (Fig. 44) :

$$I = 2 \sum l x^2 \, dx$$

FIG. 43. — *Moment d'inertie d'une surface par rapport à un axe.*

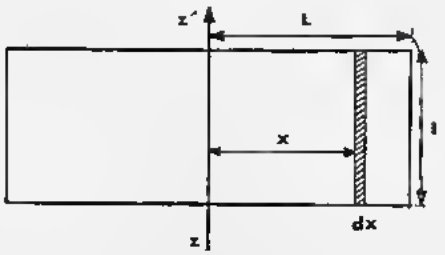


FIG. 44. — *Moment d'inertie d'une bande élémentaire dx par rapport à un axe zz'.*

avec :

$$0 < x < L/2.$$

par conséquent :

$$I = 2 \int_0^{\frac{L}{2}} l x^2 \, dx,$$

c'est-à-dire :

$$I = \frac{lL^3}{12}$$

avec

$$u = L/2$$

la condition pour que l'aliment se rompe s'écrit donc :

$$\frac{FaL}{2\,\frac{lL^3}{12}} > R, \qquad \text{donc :} \qquad R < 6\,Fa/lL^2.$$

Nous voyons ainsi que l'aliment résiste mieux au cisaillement qu'à la flexion. En effet, R′ étant la charge au cisaillement correspondant à R, charge à la flexion, la condition de rupture par cisaillement est : $R' > F/S$. Cela s'accorde parfaitement avec l'observation suivante, valable pour la majorité des Carnivores : l'aliment subit toujours d'emblée des efforts de cisaillement ; ce n'est que dans la mesure où ces contraintes s'avèrent vaines que le prédateur se livre à la flexion.

Deuxième cas : Corps alimentaire appliqué contre deux cuspides et soumis à une force transmise par une cuspide située sur une dent antagoniste.

Nous supposerons que le corps coincé entre les faces triturantes des dents antagonistes possède un plan de symétrie, la force $\overrightarrow{F}$ développée au sommet de la cuspide inférieure étant contenue dans ce plan et exercée perpendiculairement à la ligne joignant les deux appuis cuspidiens supérieurs, à une distance a du centre du segment de longueur $2l$ qui les relie.

Les réactions $\overrightarrow{F_1}$ et $\overrightarrow{F_2}$, parallèles à $\overrightarrow{F}$, satisfont à l'équilibre aux relations suivantes (Fig. 45) :

$$F_1 = F\,\frac{l+a}{2l} \qquad \text{et} \qquad F_2 = F\,\frac{l-a}{2l}.$$

Source : MNHN, Paris

Seules les sections situées entre les deux appuis cuspidiens supérieurs subissent des effets réductibles à un effort tranchant $\vec{T}$ et à un couple de moment $\vec{M}$. Entre $\vec{F}_1$ et $\vec{F}$, l'effort tranchant est F_1 et le moment fléchissant :

$$F_1 (l - x) = F \frac{(l + a)(l - x)}{2l} .$$

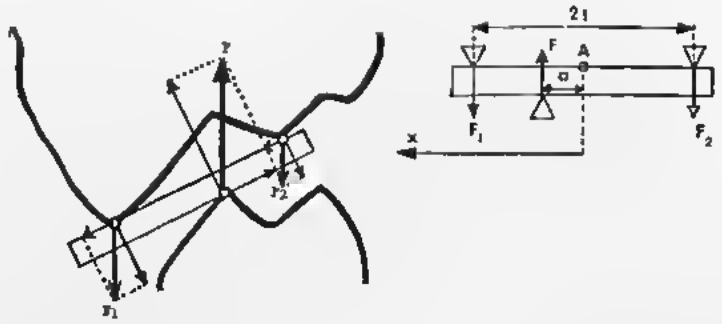


FIG. 45. — *Rupture d'un carpe alimentaire appliqué contre deux cuspides et soumis à une force transmise par une cuspide située sur une dent antagoniste.* A gauche : action conjuguée de deux dents jugales supérieure et inférieure. A droite : schéma théorique d'interprétation.

Entre $\vec{F}_2$ et $\vec{F}$, l'effort tranchant est F_2 et le moment fléchissant :

$$F_2 (l + x) = F \frac{(l - a)(l + x)}{2l} .$$

Le moment fléchissant atteint, par conséquent, un maximum au sommet de la cuspide inférieure travaillante où il prend la valeur :

$$\frac{F (l - a)(l + a)}{2l} = \frac{F (l^2 - a^2)}{2l} .$$

Mais $\vec{F}$ peut être appliquée en un point variable situé entre les deux cuspides supérieures. Lorsqu'elle agira en A, milieu du segment reliant ces dernières, le moment fléchissant prendra son *maximum maximorum :* $Fl/2$. L'effort est, dans ces conditions, partout égal à $F/2$, tandis qu'en toutes les autres positions du point d'application de $\vec{F}$, il devient supérieur à $F/2$ dans une partie du corps fléchi, atteignant même la valeur limite F lorsque la cuspide inférieure entre en opposition avec la cuspide supérieure. Il s'agit-là d'une constatation importante; elle montre, tout d'abord, que la flexion simple et le cisaillement se présentent, du point de vue de la mastication, comme deux modalités antagonistes : *leur synthèse se réalise néanmoins dans la flexion plane, ce qui implique nécessairement l'accomplissement de mouvements mandibulaires de latéralité, les cuspides inférieures devant se placer en opposition avec les supérieures dans le cisaillement, et se mettre à l'aplomb du sillon intercuspidien mésio-distal dans la flexion.*

Nous remarquerons, d'autre part, que les deux possibilités ci-dessus existent chez les Canidés; par contre, chez les Félidés et les Cryptoproctinés, qui affirment la fonction sectoriale, la flexion plane se réduit à un cisaillement (le talonide de la carnassière inférieure et les rétro-carnassières s'effaçant), tandis que chez les Ursidés et les Procyonidés, le cisaillement prend une importance bien moindre, la flexion plane tendant alors à se muer en flexion simple. Les Canidés illustrent donc bien un type *synthétique* par rapport auquel les Félidés et les Ursidés affirment deux tendances divergentes, les premiers se montrant beaucoup plus spécialisés que les seconds. La condition de rupture reste la même que dans le premier cas : $R > Mu/I$.

Troisième cas : Corps alimentaire encastré à une extrémité, appuyé sur une cuspide, possédant une partie en extension.

Cette modalité particulière de la mastication, nommée mordication ou morcication(de *mordicare* ou *morcicare* : mordiller) ne se rencontre que dans un nombre limité de genres. Bien représentée chez les Blaireaux, on la retrouve chez divers Mustélidés, Viverridés et Procyoninés. Elle fait toujours défaut chez les Fissipèdes de grande taille corporelle et chez les Pinnipèdes. Nous nous référerons au

Source : MNHN, Paris

genre *Meles*, particulièrement intéressant à cet égard (Fig. 46). Le hourrelet cingulaire palatin de la molaire supérieure, tranchant et fortement en relief, participe, au même titre que les cuspides vestibulaires et linguales, à la fragmentation des corps alimentaires. Le système constitué par les faces occlusales antagonistes offre des avantages mécaniques sur le système ne comportant qu'un seul encastrement. Lorsque la puissance $\vec{P}$ est appliquée à l'extrémité libre, la réaction $\vec{P}_1$ en l'appui cuspidien C est égale à : $P \frac{2l}{2l - d}$. La réaction $\vec{P}_2$, au niveau de l'encastrement, est alors $\frac{Pd}{2l - d}$. La réaction $\vec{P}_1$ est, par conséquent, toujours plus forte que $\vec{P}$. Quant à $\vec{P}_2$, elle ne surpasse $\vec{P}$ que dans la mesure où la distance d devient supérieure à la demi-longueur l du corps alimentaire. Cette condition est toujours remplie lorsque la puissance s'applique, par l'intermédiaire d'un agent extrinsèque (sol, pattes antérieures...) à l'extrémité libre. Elle est également satisfaite lorsque la distance transversale séparant les cuspides

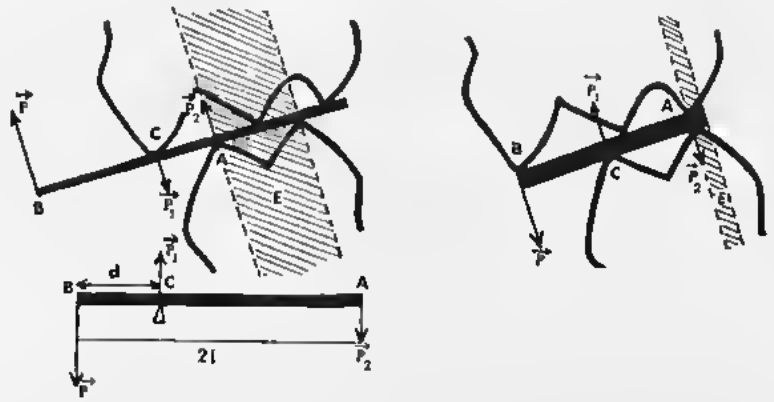


FIG. 46. — *Rupture d'un corps alimentaire encastré à une extrémité, appuyé sur une cuspide, et subissant une extension.* En haut, deux modalités fréquentes (E, en hachures figure l'encastrement). En bas, schéma théorique.

vestibulaires des molaires antagonistes est supérieure au demi-diamètre vestibulo-lingual de la face occlusale de la dent mandibulaire travaillante. C'est justement ce qui est réalisé chez de nombreux Mustélidés, en particulier les Mélinés, par suite de l'élargissement sensible de la couronne de la monophysaire supérieure, et, d'une manière très différente, chez les Viverrinés dont les arrière-molaires supérieures s'accroissent dans le sens vestibulo-palatin.

Là encore, *la mastication implique l'accomplissement de mouvements mandibulaires de latéralité.* L'appui cuspidien C est le siège d'un effort nettement supérieur à P. Ainsi, pour $d = l$ (condition voisine de celle rencontrée chez les Mélinés), P_1 égale le double de P. Entre B et C, l'effort tranchant vaut P et la réaction entre A et C est égale à $\frac{Pd}{2l - d}$.

Le moment fléchissant maximum, au niveau de l'appui cuspidien C, est Pd[1]. Par rapport au système à encastrement unique, rencontré chez la majorité des Fissipèdes, le moment fléchissant se réduit donc ici dans le rapport d/l. Pour la rupture du corps alimentaire, le troisième système devient plus efficace que les précédents lorsque le bras d'extension devient lui-même supérieur à la demi-portée.

Un autre point intéressant, notamment en Chirurgie et Morphologie expérimentales, concerne les réactions agissant sur les bases osseuses qui soutiennent les racines dentaires. Dans les recherches sur les greffes et les implants endo-osseux ou sous-périostés, les praticiens de Chirurgie maxillo-faciale n'ont pas, jusqu'à présent, tenu compte de la possibilité d'arrachement des greffons ou de l'infra-structure métallique servant de support aux prothèses et n'ont pris en considération que les efforts tendant à enfoncer les implants ou transplants dans les bases osseuses. Un certain nombre d'échecs, dans ce domaine, paraissent résulter de la conception même de ces substitutions d'organes. Une correspondance univoque a été établie abusivement entre déformations alimentaires et contraintes subies par les gomphoses alvéolo-dentaires. En réalité, lorsque l'aliment est comprimé entre les blocs jugaux, les transplants tendent soit à être arrachés, soit à être enfoncés, suivant que le système présente ou non un appui intermédiaire entre l'encastrement et le point d'application de la force agissante. Il existe donc deux possi-

1. $P_2 (2l - d)$, ce qui revient au même.

Source : MNHN, Paris

bilités, compression et extension, dont seule la première a été retenue. (Cette remarque vaut encore davantage pour les prothèses à contention pariétale, les « bridges béquillés » de RIALLAND ou les broches et aiguilles transfixiantes). Les Mustélidés fournissent l'exemple de telles sollicitations, naturelles chez eux, et artificiellement créées chez les patients appareillés dans les conditions que nous avons rappelées. En effet, chez ces Carnivores, se trouvent naturellement réalisés les systèmes rencontrés en Clinique après reconstitution d'une arcade dentaire. L'encastrement en A travaille à la traction lorsqu'un appui intermédiaire existe, et non à la compression comme habituellement. Un effort d'écrasement développé sur un corps alimentaire ne s'accompagne pas nécessairement d'une contrainte de même nature au niveau des ligaments alvéolo-dentaires. Tout dépend de la nature des appuis et encastrements établis entre les faces occlusales antagonistes [1].

***

Dans les trois cas analysés précédemment, l'aliment n'est pas déformé uniquement par flexion. Au cours de la mastication interviennent également, quoique dans une moindre mesure, le cisaillement longitudinal et la torsion. En effet, pendant la flexion, le corps alimentaire tend à se cliver suivant sa plus grande dimension. Ce mode de déformation par cisaillement longitudinal ne présente qu'un faible intérêt chez les Carnivores qui n'exécutent pas de mouvements mandibulaires de propulsion ou de rétropulsion (il prend, par contre, une extrême importance chez les Rongeurs, les Lagomorphes et les Proboscidiens). Le corps interposé travaille également à la torsion dès que les mouvements de rotation de la tête engendrent un couple dont l'axe est perpendiculaire au plan de section. Là encore, il ne s'agit que d'un mécanisme accessoire et exceptionnel, de ce fait négligeable.

2° DÉFORMATIONS PAR FATIGUE.

Quoique la mastication soit généralement sommaire chez les Carnivores, on ne peut la réduire dans tous les cas à une simple fragmentation. Les Ursidés, les Ailurinés et, dans une moindre mesure, divers Canidés, Mustélidés, Viverridés et Procyoninés, broient entre leurs dents jugales les fragments alimentaires divisés en copeaux ou arrachés à l'aide des incisives et des canines. En même temps qu'ils sont insalivés, les aliments sont ainsi écrasés et transformés en une masse plastique : le bol alimentaire. De nombreux Mustélidés et Viverridés, ainsi que les espèces de petite taille rangés parmi les Canidés et les Procyonidés, possédant des dents à cuspides pointues, réduisent leurs proies en bouillie par des mouvements énergiques et répétés de coaptation des mâchoires. Ils enfoncent leurs dents acérées dans le corps de leur proie qu'ils transpercent en de multiples points. Les tissus durs et coriaces sont ainsi attendris ou déchirés, tout en étant imbibés par un flux abondant de salive mêlée au sang de la victime. Dans les deux éventualités ci-dessus, broiement et comminution par coaptation répétée des mâchoires, la mastication ne provoque pas la rupture mais le *changement d'état physique* des aliments. Ces derniers, au lieu d'être fragmentés, sont ramollis ; de solides et durs, ils deviennent plastiques ou fluides, sans changer notablement de volume. Du point de vue bio-mécanique une conséquence capitale découle de ces observations. Les lois de la déformation franche par rupture cessent d'être applicables. Il faut leur substituer celles de la déformation des matériaux par fatigue, connues en Mécanique sous le nom de *lois de Wöhler*.

Première loi de Wöhler : « Les matériaux peuvent se rompre sous des efforts inférieurs à leur charge de rupture, même éventuellement à leur limite élastique, si l'effort est répété un grand nombre de fois ».

Seconde loi de Wöhler : « La rupture ne se produit pas, quel que soit le nombre des répétitions, si l'écart entre l'effort maximum et l'effort minimum reste inférieur à une valeur-limite fonction de l'effort moyen ».

La première loi permet de comprendre qu'en cas de broiement ou de mordication, les efforts ne soient jamais poussés à fond, les dents n'entrant que très peu de temps en contact. La seconde loi indique que ce qui importe le plus dans la comminution ou le ramollissement des aliments, ce sont la malléabilité, l'élasticité, la viscosité, la solubilité ou la thixotropie, et non point les modules d'Young traduisant

1. Il serait très intéressant de conduire les expériences se proposant de déterminer les propriétés des implants dentaires sur des Carnivores mordicateurs, en particulier le Furet, plutôt que d'opérer par routine sur le Chien ou le Chat.

Source : MNHN, Paris

les possibilités de résistance à tel ou tel type de déformation franche. Il serait cependant inexact d'opposer catégoriquement déformation franche et déformation par fatigue, la première n'étant qu'un cas limite de la seconde. Comme nous l'avons déjà exposé dans un travail antérieur (GASPARD, 1967), si nous portons en abscisses le nombre N de cycles mandibulaires nécessaire et suffisant pour rompre une masse donnée d'un corps aux constantes mécaniques définies, et en ordonnées la contrainte K à laquelle ce fragment (alimentaire) est soumis, nous obtenons une courbe (C) à asymptote (A). La charge correspondant à l'ordonnée A_0 de l'asymptote représente la limite des contraintes nécessaires et suffisantes à la déformation plastique par fatigue. Nous voyons donc que, chez les Carnivores accusant la fonction broyeuse (Ours et Panda géant), ou pratiquant la mordication (Canidés, Viverridés, Mustélidés de petite taille), l'intensité des efforts nécessaires à la préparation du bol alimentaire est beaucoup plus faible que chez les types accusant la fonction coupante. En revanche, le nombre de cycles mandibulaires, et par suite la durée de la trituration, augmente sensiblement. Les dents subissent des ébranlements que les racines transmettent, par l'intermédiaire du périodonte, à la *spongiosa* mandibulaire et maxillaire. En définitive, chez les Fissipèdes broyeurs et mordicateurs, l'os diploïque dans lequel s'enchâssent les dents jugales ne supporte pas de contraintes aussi brutales et focalisées que chez les Félidés ou les Hyénidés. A ces efforts intenses, mais fugaces, se substituent des sollicitations périodiques, efforts rythmés dirigés dans toutes les directions, de faible intensité mais appliqués pendant des intervalles de temps considérablement plus longs.

3° MORSURE ET RUPTURE PAR CHOC.

Si la morsure et l'incision présentent des caractéristiques communes dans l'ensemble des Carnivores, la rupture par choc des corps alimentaires rigides est une modalité exceptionnelle de la mastication, rencontrée uniquement chez les Hyènes et le Glouton. Cette variante très particulière de la fonction sectoriale s'apparente d'ailleurs davantage à la morsure qu'à la fonction masticatrice proprement dite.

L'interprétation mécanique de la rupture par choc et de la morsure implique une méthode analytique spéciale introduisant une grandeur connue en Mécanique sous le nom d'*impulsion*.

Sous sa forme différentielle, la loi fondamentale de la Dynamique, $\vec{F} = m\vec{\gamma}$, s'écrit : $m\vec{dv} = \vec{F}dt$. « Elle exprime qu'une force $\vec{F}$, agissant pendant un temps dt sur un point matériel de masse m, modifie sa quantité de mouvement $\vec{mv}$ d'une quantité égale au produit de la force $\vec{F}$ par le temps dt. » (BRUHAT et FOCH, 1961). Si, d'un point de vue strictement mathématique, il s'agit d'une relation entre infiniment petits, pour le bio-mécanicien comme pour le physicien, dt représente en réalité un intervalle de temps Δt, court mais mesurable, et $\vec{F}$ une force constante pendant cette petite durée. $\Delta\vec{v}$ étant la variation de vitesse pendant le temps t, on peut écrire : $m\,\Delta\vec{v} = \vec{F}t = \vec{P}$. Le vecteur $\vec{P}$ s'appelle impulsion de la force $\vec{F}$ pendant le temps t. Jusqu'à présent, on ne s'est pas encore appliqué, en Anatomie fonctionnelle et en Physiologie, à distinguer les notions de travail et d'impulsion, alors que les mécaniciens insistent sur l'irréductibilité de ces deux grandeurs. Ainsi, FOCH (1961), parlant de l'impulsion, s'exprime en ces termes : « On peut remarquer que c'est une grandeur dont la signification est aussi intuitive pour nous que celle du travail : un homme qui exerce une force F pendant un temps t dira instinctivement que l'effort qu'il a fourni est proportionnel à la force F et au temps t. C'est d'ailleurs la confusion entre les deux notions d'*impulsion*, produit de la force par le temps, et de *travail*, produit de la force par le déplacement, qui a été l'une des principales difficultés qu'ont eues à surmonter, au XVIII^e^ siècle, les créateurs de la Mécanique. » On doit reconnaître que la confusion règne toujours en Biologie à ce sujet. A notre connaissance, l'essai de Bio-mathématique de TESSIER (1924) représente, dans ce domaine, l'unique effort d'adaptation de la pensée aux faits. Quoique l'auteur de la théorie de la « Similitude biologique » n'ait pas envisagé directement ce problème, le système qu'il propose conduit à la distinction du travail et de l'impulsion, le produit d'une force par une longueur (travail) se traduisant dans ses équivalences algébriques par l'expression : $[M]\,[L]^2[T]^{-2}$, tandis que celui du produit d'une force par un temps (impulsion) s'exprime par : $[M]\,[L]\,[T]^{-1}$.

Il est capital de se rendre compte qu'il n'y a aucune relation entre impulsion et travail. Lorsque la résultante des forces musculaires développées par la musculature masticatrice agit sur un point mandibulaire, la variation mdv du vecteur $\vec{mv}$ peut correspondre à une variation de la direction de ce vecteur quantité de mouvement, sans affecter sa grandeur, sans qu'il y ait par conséquent de variation d'énergie cinétique. Ce fait est fondamental pour interpréter certaines modalités de la mastication chez les Hyènes ainsi que chez les formes fossiles qui, à maintes reprises, et semble-t-il par des voies radicale-

Source : MNHN, Paris

ment différentes, affirmèrent des tendances hyénoïde, félinoïde ou machairodontoïde. En effet, dans tous ces cas, illustrés dans la Faune actuelle par *Hyaena hyaena*, *Hyaena brunnea*, *Crocuta crocuta* et *Gulo gulo*, la force est normale à la trajectoire. Corrélativement, le travail élémentaire $\vec{F}\vec{v}dt = \vec{v}d\vec{P}$ est nul, sans que l'impulsion élémentaire $d\vec{P} = \vec{F}dt$ le soit elle-même. Il n'importe pas, en effet, ici, que les forces soient appliquées à un solide invariable. $\vec{F}$ étant une force agissant en un point d'un tel solide (la mandibule), son impulsion élémentaire, $d\vec{P} = \vec{F}dt$, est représentée par un vecteur-glissant. La résultante des vecteurs-impulsions $\Sigma(\vec{F}dt)$ n'est autre que $(\Sigma\vec{F})\,dt$, impulsion de la résultante des forces extérieures, puisque, en vertu du principe de l'égalité de l'action et de la réaction, l'impulsion des forces intérieures s'annule au même titre que ces forces elles-mêmes. C'est ce que l'on exprime plus abstraitement en Mécanique en ces termes : « La variation de la résultante générale des quantités de mouvement est égale à la résultante générale des impulsions des forces extérieures agissant sur le solide ». Les raisonnements s'appliquent alors évidemment au mouvement du centre de gravité de la mandibule.

Le choc des canines (morsure) ou des prémolaires (rupture d'un os) inférieures contre le corps alimentaire représentant un obstacle fixe se caractérise, au point de vue cinématique, par une variation finie et brusque des vecteurs-vitesses. La durée du choc est suffisamment courte pour que le déplacement d'un élément matériel quelconque du système contraint soit négligeable. La vitesse de cet élément variant d'une quantité qui n'est pas petite, eu égard à la fugacité du phénomène, l'accélération est très grande. Pendant la durée du choc, l'aliment est ainsi soumis à des forces considérables ; dans ces conditions, si l'impact produit par les prémolaires inférieures P_2, P_3 ou P_4, chez une Hyène, dure de l'instant de date t_0 à l'instant de date t_1, et si $\vec{F}$ est la force que supporte le point du corps alimentaire entrant soudain en contact avec les sommets cuspidiens agissant, à un instant t de l'intervalle de temps t_0t_1, on appelle *percussion* en chacun de ces points le vecteur :

$$\vec{P} = \int_{t_0}^{t_1} \vec{F}\,dt.$$

Mais le déplacement est nul pendant le choc ; le point d'application de la force $\vec{F}$ demeure donc fixe et le vecteur-percussion $\vec{P}$ est un vecteur-lié ayant même origine que $\vec{F}$. La force $\vec{F}$ agissant en un lieu du corps alimentaire réduit à la surface infime nommée « point d'impact », est la résultante des actions de contact (la réaction des dents antagonistes devient très intense au moment du choc) et des forces permanentes (par exemple le poids) ; l'intensité de ces dernières ne variant pas au cours du choc, elles sont, par conséquent, négligeables.

La signification du vecteur-percussion devient alors évidente : $\vec{P}$ est égal à la variation $m\vec{v_1} - m\vec{v_0}$ de la quantité de mouvement de la mâchoire inférieure pendant la durée du choc. Ce dernier fait apparaître au sein du corps alimentaire percuté de très fortes tensions. Elles prennent naissance au point d'impact puis se propagent à l'intérieur du solide avec une vitesse *finie*. C'est-là un point de la plus haute importance en ce qui concerne l'interprétation des tracés mécaniques du crâne, de la distinction des zones de faiblesse ou des poutres de résistance, de la répartition des faisceaux et des réseaux de l'os diploïque. Ce facteur important n'a été pris en considération ni par Tucker (1954, 1955), ni par Leroi-Gourhan (1955). Ils n'en a pas non plus été tenu compte, jusqu'à présent, dans les recherches de traumatologie expérimentale.

Lorsqu'un prédateur brise un os par effet de choc, en projetant violemment la mandibule vers le haut, les sollicitations mécaniques transmises au squelette facial ne sont pas de même nature qu'en cas de rupture par déformation franche ou par fatigue[1]. Le problème posé par la rupture par choc ne se prête pas complètement au calcul ; la seule chose qu'il soit possible d'affirmer est que la dimension *énergie cinétique*, pendant le choc, mesure le travail qu'il a fallu dépenser pour produire la rupture. Il existe donc deux indéterminations, en ce qui concerne l'interprétation bio-mécanique des modalités de mastication faisant intervenir le choc : l'une, concernant la Physiologie des muscles masticateurs et tenant à la confusion qui règne encore (en Physiologie musculaire et en Physiologie du mouvement)

1. Une expérience classique permet d'illustrer cette différence : si l'on applique une force $\vec{F}$ constante sur une tige rigide, régulièrement et pendant un intervalle de temps assez long, la tige reposant sur deux supports de cristal, ces derniers se brisent par *déformation franche*. Si l'on frappe violemment cette tige en son milieu, elle se rompt et non les deux supports résilients, la *rupture par choc* se produisant avant que la percussion n'ait le temps de se propager jusqu'aux extrémités et d'atteindre les supports. A supposer enfin que l'on agisse sur ce système par l'intermédiaire d'une force variant périodiquement (force rythmique), la tige et les supports se déformeront ensemble lentement, par *fatigue*.

Source : MNHN, Paris

entre travail et impulsion ; l'autre, due à notre méconnaissance de la résilience des corps alimentaires subissant ce genre de fragmentation. Il n'est pas possible, en effet, de se fonder sur les autres propriétés physiques ou mécaniques pour interpréter la morsure, dans l'ensemble des Carnivores, et la rupture par choc, dans le cas des Hyénidés. De même, les explications proposées en Paléontologie, notamment par MATTHEW, visant à reconstituer les mouvements mandibulaires des formes machairodontoïdes, sont fort critiquables sur le plan de la Dynamique.

***

L'examen des facettes d'usure dentaire chez les Hyènes, fait ressortir la bivalence fonctionnelle de leur appareil masticateur. Il existe, en effet, deux types de facettes d'abrasion : des *biseaux polis*, au niveau des faces palatines des carnassières supérieures et vestibulaires des carnassières inférieures, offrant les mêmes caractéristiques que chez les Félidés et en rapport avec l'exercice de la fonction coupante ; d'autre part, une série de *troncatures*, orientées dans un plan différent des biseaux précédents [1], affectant les cuspides des prémolaires. Au niveau de ces troncatures de type concboïdal, l'émail disparaît et la dentine est fortement érodée ; les cuspides, taillées à l'emporte-pièce, présentent des marques d'éclatement : fêlures, craquelures et brèches. L'ivoire apparaît sous forme d'un dôme fortement martelé, au centre duquel se reconnaît fréquemment une plage de dentine brune, comparable à la dentine « réactionnelle » formée à la suite de traumatismes répétés. Nous rapportons cette seconde série de facettes d'abrasion, propres aux Fissipèdes briseurs d'os, à la rupture par choc. Les dents présentant des biseaux polis et celles qui montrent des troncatures ne possèdent ni le même gabarit, ni le même coefficient de robustesse. Les premières, seules, méritent le nom de sectoriales; les secondes, nullement tranchantes ou perforantes, sont percutantes et contondantes. D'un point de vue mécanique cela revient à dire que les premières agissent à la manière d'une lame ou d'un poignard, les secondes à la manière d'un marteau. Or, si l'interprétation de l'action mécanique des instruments sécants est relativement facile, celle des instruments percutants soulève le problème fort complexe de la « percussion de réaction de l'axe ». En définitive, toute interprétation bio-mécanique de la morsure ou de la rupture par choc des corps alimentaires rigides, doit être obligatoirement fondée sur le lemme suivant : « Pour que les percussions de réaction de l'axe fixe soient nulles, il faut et il suffit que la percussion appliquée soit perpendiculaire au plan défini par l'axe et le centre de gravité, qu'elle soit appliquée en un point de l'axe d'oscillation, et que l'axe de suspension soit l'axe principal d'inertie pour le point où s'y projette la percussion appliquée. ». Le grand intérêt de ce lemme risque d'échapper si on l'applique directement, sans le situer dans son contexte mathématique [2]. Aussi rappellerons-nous brièvement quelques notions classiques, mais indispensables. La quantité de mouvement d'un point matériel M de masse m, animé d'une vitesse $\vec{v}$, est le vecteur $\vec{mv}$ appliqué en M. Dans le cas d'un solide tel que la mandibule, il faut évidemment raisonner sur des ensembles vectoriels. L'ensemble des vecteurs quantité de mouvement des points du solide admet une résultante générale, symbolisée $\vec{\rho}$, et nommée « quantité de mouvement du système matériel », ainsi qu'un moment résultant, symbolisé $\vec{\sigma}$, par rapport à un point de référence, et nommé « moment cinétique du système matériel », par rapport à ce point. Les égalités vectorielles suivantes résument ces données :

$$\vec{\rho} = \sum \vec{mv} \qquad \vec{\sigma} = \sum \overrightarrow{M_o mv}.$$

Lorsqu'un solide (S), mobile autour d'un axe δ fixe, subit un choc, la variation du moment cinétique du solide par rapport à δ est égale à la somme des percussions extérieures par rapport à cet axe fixe. Or, le moment des percussions de réaction de l'axe fixe est nul ; par conséquent, les percussions extérieures sont seules à considérer, de sorte que « la somme des moments des percussions extérieures se réduit à la somme des moments des percussions appliquées ». Par ailleurs, le moment cinétique par rapport à δ est égal au produit du moment d'inertie I (par rapport à ce même axe) par la vitesse angulaire de rotation ω. Pendant le choc, cette dernière passe d'une valeur initiale ω_0 à une valeur finale ω_1 telle que la variation de vitesse angulaire soit égale au quotient de la somme des moments de percus-

1. Les biseaux portés par les carnassières et les troncatures des pré-carnassières forment entre eux un angle compris entre 75° et 115°.

2. Ce lemme se trouve à la base de l'étude de nombreux problèmes pratiques et constitue le fondement des théories du marteau, du pendule composé et du pendule balistique, exposées dans les traités de Mécanique rationnelle.

Source : MNHN, Paris

sions appliquées par le moment d'inertie : $\omega_1 - \omega_0 = J/I$, J représentant la somme des moments de percussions appliquées, c'est-á-dire dans les conditions que nous considérons, la somme des moments des percussions extérieures.

Nous allons, à partir de ce bref rappel de Mécanique, pouvoir dégager la signification du lemme énoncé ci-dessus et l'appliquer à la mandibule d'un prédateur brisant un corps alimentaire rigide par effet de choc [1]. Soient une percussion appliquée $\vec{P}$, un axe de rotation δ, le centre de gravité G du solide tournant autour de cet axe, la projection droite H de G sur δ, $\vec{a}$ le segment orienté $\vec{HG}$ et $\vec{\Delta\omega}$ la variation du vecteur rotation : dans ces conditions, la variation de la vitesse du centre de gravité est : $-\vec{a} \wedge \vec{\Delta\omega}$. La masse totale étant M, si les percussions de réactions sont nulles (voir ci-dessus) : $-M\vec{a} \wedge \vec{\Delta\omega} = \vec{P}$. La percussion est donc perpendiculaire au plan déterminé par $\vec{a}$ et $\vec{\Delta\omega}$, c'est-à-dire par l'axe de rotation δ et le centre de gravité G. Corrélativement, ce n'est que dans la mesure où $\vec{a}$ n'est pas nul que la percussion devient égale au produit vectoriel $-M\vec{a} \wedge \vec{\Delta\omega}$. Les percussions de réaction de l'axe ne sont donc point nulles si cet axe passe par le centre de gravité. O′ étant le point où le support du vecteur-glissant $\vec{P}$ rencontre le plan déterminé par δ et G, O représente la projection droite de O′ sur l'axe de rotation. Si $\vec{l}$ désigne $\vec{OO'}$ et $\vec{\Delta\sigma}$ la variation du moment cinétique par rapport à O : $\vec{\Delta\sigma} = \vec{l} \wedge \vec{P}$ [2]. Par conséquent, $\vec{\Delta\sigma}$ est perpendiculaire au plan déterminé par $\vec{l}$ et $\vec{P}$, et admet l'axe δ pour support. En traduisant, sous forme algébrique, les relations vectorielles ci-dessus, on obtient :

$$Ma\,\Delta\omega = P \qquad \text{et} \qquad I\,\Delta\omega = lP$$

($\vec{a}$ et $\vec{\Delta\omega}$ ainsi que $\vec{l}$ et $\vec{P}$ forment des couples de vecteurs orthogonaux ; $\Delta\sigma = I\Delta\omega$, I symbolisant le moment d'inertie par rapport à δ). De plus, si le moment d'inertie par rapport à δ (axe passant par G et paralléle á δ) est Mk^2, le moment d'inertie par rapport á δ est : $I = Mk^2 + Ma^2$. Il en résulte que :

$$l = \frac{I}{Ma} = a + \frac{k^2}{a}$$

Le point O′ est donc désormais parfaitement déterminé. O′ est nommé, en Mécanique, « centre de percussion relatif à l'axe de rotation ». Il siège dans le plan défini par l'axe de rotation δ et le centre de gravité G du solide, sur l'axe δ′ paralléle à δ et situé du côté opposé du centre de gravité, á une distance a' de G égale á k^2/a. La droite δ, n'est autre que l'axe d'oscillation, correspondant à l'axe de suspension δ, de la théorie du pendule composé (Fig. 47).

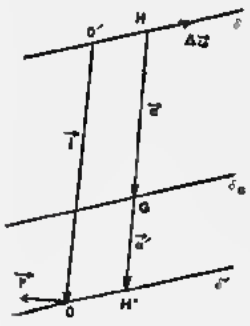


Fig. 47. — *Percussions de réaction d'un axe.*

* * *

A partir des notions de Mécanique précédentes, il devient extrêmement facile d'appliquer la théorie du marteau aux mâchoires des Carnivores. La mandibule des Hyénes, par exemple, est un solide tournant autour de l'axe KK′ perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale. *Pour qu'il n'y ait ni percussion sur l'axe bi-condylien, ni ébranlement au niveau des articulations temporo-mandibulaires, il faut que la percussion P, produite sur les prémolaires frappant le corps alimentaire, soit appliquée au centre de percussion relatif à l'axe bi-condylien.* Il est tout à fait signifieatif que chez les Hyénes et le Glouton, ces dents deviennent massives et prennent l'aspect de pyramides trapues, á fort coefficient de robustesse ; leur morphologie particuliére reporte le centre de gravité en arriére du point d'application de la percussion. Cela est encore plus net pour les canines, dans l'ensemble de l'Ordre des Fissipédes et chez de nombreux Pinnipédes. Hormis quelques Primates (ex. : *Papio*), Suidés (ex. : *Dicotyles*) et Hyracéiens (ex. : *Procavia*), on ne retrouve pas d'exemples de Mammiféres actuels présentant des croes aussi parfaitement adaptés à l'effet de choc que ceux des Carnivores.

1. Nous employons les mêmes symboles et systémes de référence que les mécaniciens afin de faciliter les reports aux démonstrations classiques.

2. En effet, $\frac{d\sigma}{dt} = M$, ce qui s'énonce : « A chaque instant du mouvement d'un systéme matériel, la vitesse de l'extrémité du vecteur $\vec{OQ} = \vec{\sigma}$, moment cinétique par rapport á un point fixe O, est égal au moment résultant par rapport à O des forces extérieures » (« Théoréme du moment cinétique »).

Source : MNHN, Paris

Pour qu'il n'y ait pas de percussion au niveau de l'axe bi-condylien, G (centre de gravité) doit être situé en arrière de H' (point d'application de la percussion). Or, la distance séparant ces deux points, correspondant au segment a' de la figure 47, est moins longue que le rayon de giration k ; il en résulte que la distance séparant l'axe de rotation du centre de gravité de la mandibule, $OG = a = k^2/a'$, devra être d'autant plus grande que la distance séparant le centre de gravité du centre de percussion relatif à l'axe bi-condylien de rotation, $GH' = a'$, sera elle-même plus petite[1]. On voit ainsi la difficulté de l'interprétation fonctionnelle du prognathisme qui s'assortit d'un déplacement relatif des centres de gravité et de percussion.

L'analyse de la percussion permet de dégager la signification profonde des études goniométriques appliquées aux carnassières des Fissipèdes. L'interprétation des variations morphologiques des couronnes — notamment l'accroissement de la hauteur d'engrenure, la complication des sillons inter-cuspidiens, le développement relatif des secteurs sectorial et broyeur — est l'un des problèmes les plus ardus de l'Odontologie ; il ne se limite d'ailleurs nullement aux Carnivores, mais se pose également au sujet des Ongulés et des Rongeurs ; il prend, en outre, un grand intérêt en Anthropologie et en Paléontologie humaine, notamment en ce qui concerne la molarisation des prémolaires. Dans le cas particulier des Fissipèdes, Crusafont-Pairo et Truyols-Santonja (1953-1957) ont montré l'importance de deux angles, l'un mesuré sur la carnassière inférieure et symbolisé α ; l'autre β, relatif à la carnassière supérieure[2]. Deux faits principaux ressortent de ces analyses statistiques :

1° Au sein de l'Ordre des Fissipèdes, les valeurs angulaires α et β varient de telle manière que les Familles se répartissent en trois catégories : les Canidés occupant une position intermédiaire entre les « hyper-Carnivores » (Félidés et Hyénidés) et les « hypo-Carnivores » (Ursidés).

2° Une corrélation significative existe entre les deux paramètres α et β.

Crusafont et Truyols ont judicieusement choisi deux angles ayant, à la fois, une valeur *anatomique* (traduisant le développement relatif du trigonide et du talonide) et *fonctionnelle* (l'augmentation de α et la diminution de β correspondant à une affirmation de la fonction lacératrice, tandis que les variations inverses expriment l'accentuation de la fonction broyeuse). L'analyse des propriétés de l'occlusion et de l'articulé, compte tenu des modalités de déformation des corps alimentaires et de la cinématique mandibulaire, vient à l'appui de cette interprétation. Toutefois, l'étude biomathématique suggère une amélioration importante à apporter à la méthode des biométriciens espagnols, en substituant à la valeur angulaire α une valeur linéaire — la hauteur d'engrenure — et en remplaçant l'angle plan β par l'angle solide aux sommets cuspidiens (mesuré en stéradians, par exemple). Cela offre l'avantage d'apprécier non seulement l'influence respective des fonctions sectoriale et broyeuse mais, par surcroît, de faire ressortir la signification anatomo-physiologique de deux grandeurs que nous avons rencontrées à plusieurs reprises : le travail et l'impulsion. En effet, les Félidés et les Hyénidés, nonobstant leur appartenance au même groupe des hyper-Carnivores, présentent des propriétés très différentes : chez les premiers, le champ de variation des valeurs angulaires est beaucoup plus étendu que chez les seconds ; de plus, en ce qui concerne l'angle α, ces champs ne sont que partiellement chevauchants. Cela tient, d'une part, à ce que, chez les Félins, la hauteur d'engrenure varie davantage que chez les Hyènes (ce qui entraîne la variation concomittante de α), d'autre part, au fait que les carnassières supérieures des Félidés sont conformées en biseaux et essentiellement coupantes, tandis que ces dents, plus trapues, assument, chez les Hyénidés, un double rôle : sectorial et percutant.

Les remarques précédentes prendront tout leur sens à la lumière des considérations bio-mathématiques suivantes : en dernière analyse, les variations morphologiques dentaires se traduisent par des variations affectant le volume et les proportions des cuspides, des groupes de cuspides, voire des couronnes dans leur ensemble. Chaque cuspide (ou groupement de cuspides) est réductible à un trapézoïde ou à une pyramide assimilable, en première approximation, à un cône. Or, le volume d'un tel solide est fonction de deux *variables indépendantes :* la hauteur et l'aire de base, cette dernière étant proportionnelle au rayon. Le volume cuspidien V, égal à $1/3\ \pi R^2 h$, est par conséquent une fonction du type : $V = f(h, R)$. On peut donc envisager les dérivées de la variable dépendante V par rapport à chacune des variables indépendantes considérée séparément comme seule variable. Ce sont les dérivées partielles

1. On trouve un phénomène analogue dans le marteau dont le manche doit atteindre une longueur limite, compte tenu des proportions de son nez et de son talon, de la force de frappe et de la masse ; si le manche est trop court, des percussions apparaissent au niveau de l'extrémité tenue par la main de l'ouvrier.

2. L'angle α mesure le développement en hauteur du trigonide par rapport au tabonide ; l'angle β traduit le développement du diamètre vestibulo-lingual par rapport au diamètre mésio-distal.

Source : MNHN, Paris

correspondant à des différentielles partielles. Si nous supposons, tout d'abord, la hauteur cuspidienne constante, la dérivée du volume par rapport au rayon de base de la cuspide considérée provisoirement comme unique variable est :

$$\frac{\partial V}{\partial R} = \frac{2}{3} \pi Rh.$$

De même, en supposant à présent R constant et h unique variable, on a :

$$\frac{\partial V}{\partial h} = \frac{1}{3} \pi R^2$$

en réalité, $V = f(R, h)$, R et h variant simultanément et indépendamment ; nous pouvons donc envisager une différentielle totale de la variable dépendante V qui tienne compte de la variation de chacune des variables indépendantes :

$$dV = \frac{\partial V}{\partial R} dR + \frac{\partial V}{\partial h} dh$$

d'où :

$$dV = 2/3 \pi Rh \, dR + 1/3 \pi R^2 \, dh$$

par suite :

$$dV = 1/3 \pi R (2h \, dR + R \, dh).$$

Mais la section des cuspides n'est pas toujours réductible à un polygone inscriptible. Fréquemment, la base cuspidienne doit être identifiée à une ellipse ou à un ove, et non point à un cercle. Dans ces conditions, la seconde variable indépendante ne répond ni au diamètre vestibulo-lingual, ni au diamètre mésio-distal (correspondant respectivement aux petit et grand axes de l'ellipse ou de l'ove), mais à une dimension intermédiaire. C'est cela même qui explique l'impuissance de la méthode de CRUSAFONT à analyser les caractéristiques des types hyénoïde et félinoïde, car l'angle β traduit les variations du seul diamètre vestibulo-lingual. C'est pourquoi nous préconisions, plus haut, le remplacement de β par l'angle solide au sommet cuspidien, lequel, rapporté à la hauteur d'engrenure remplaçant l'angle α, présente toutes les propriétés d'un coefficient de robustesse.

Se fonder uniquement sur l'angle β revient, en définitive, à admettre une base circulaire. Cette hypothèse n'est acceptable que pour les cuspides de forme pyramidale régulière ou pour les couronnes iso-diamétriques. Dans ces cas, le volume cuspidien V est fonction de l'aire S de la base, elle-même fonction du rayon R ; V est par conséquent une fonction de R ; si $V = f(S)$ et $S = F(R)$, $T = f[F(R)]$. Dans ce cas nous avons :

$$\frac{dV}{dR} = \frac{dV}{dS} \cdot \frac{dS}{dR}$$

En réalité, ces conditions ne sont pas habituellement remplies, en particulier dans le cas du trigone de la carnassière supérieure ou du trigonide de la carnassière inférieure [1].

1. En ce qui concerne les intégrations, on devra évidemment tenir compte du fait que la fonction habituelle est une fonction de deux variables indépendantes de forme : $y' = f(x, u)$ dont la primitive s'écrit : $y = \iint y' \, dx \, du$, ce qui signifie qu'il faudra intégrer successivement par rapport à chacune des deux variables indépendantes, en considérant provisoirement l'autre comme constante. D'ailleurs, les variations affectant les diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual pouvant être indépendantes les unes des autres et, par surcroît, indépendantes des variations de la hauteur d'engrenure, dans le cas le plus général, il s'agira de fonctions à trois variables indépendantes, de forme : $V = f(A, a, h)$ dans laquelle V représente le volume cuspidien, A et a le grand et le petit axes de l'ellipse ou de l'ove de base, h la hauteur cuspidienne. On envisagera, par conséquent, l'intégrale triple :

$$\iiint V \, dA \, da \, dh.$$

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

I — DISCUSSION.

La cinétique mandibulaire résulte de la mise en jeu coordonnée des muscles masticateurs et des articulations des mâchoires. L'analyse des phénomènes intervenant dans cette activité, réglée à la fois dans le temps et dans l'espace, peut être entreprise à différents niveaux qu'il est capital de distinguer. Jusqu'à une date récente, le choix de ces niveaux était davantage dicté par leur accessibilité méthodologique, que par leur intérêt biologique. Les progrès techniques réalisés au cours des dix dernières années ont rendu désormais possible la recherche la plus large. Aussi, à l'heure actuelle, l'avancement des connaissances sur la mastication dépend-il davantage de la difficulté d'interpréter les résultats que de les obtenir. Du point de vue de la phylogenèse, en particulier, aucune observation, ni aucune expérience, ne font obstacle au principe transformiste ; les difficultés sont ailleurs et résident dans l'explication de mécanismes et de faits dont nul ne peut nier la réalité.

Il nous paraît donc nécessaire, avant de conclure, de discuter les interprétations que nous avons proposées, en situant notre contribution par rapport aux recherches en cours.

Notre discussion portera principalement sur deux points : la distinction nécessaire des niveaux de l'analyse en Anatomie fonctionnelle d'une part, le choix des critères sur lesquels se fondent les comparaisons analogiques, d'autre part.

A — Distinction des différents niveaux de l'analyse fonctionnelle.

La première difficulté à surmonter, lorsqu'on désire mettre en relation les observations myologiques ou arthrologiques avec les résultats obtenus dans les autres domaines de la recherche odonto-stomatologique, est la confusion des différents niveaux de l'analyse.

Il est tout d'abord possible d'étudier la contraction des muscles masticateurs, ce qui revient essentiellement à distinguer les aspects tonique et phasique de leur activité. L'analyse se situe alors au plan des unités-motrices, supports anatomiques de ces deux modalités de contraction. Il s'agit de déterminer les caractéristiques de lenteur ou de rapidité de la mise en branle des processus contractiles, compte tenu des conditions métaboliques et de la nature des neuro-myones recrutés. Une telle recherche se place au niveau immédiatement inférieur à celui que nous avons choisi dans le présent travail. Les deux modalités de fonctionnement évoquées ci-dessus résultant de l'activité asynchrone et répétitive des unités-motrices, l'analyse fonctionnelle permettra de comprendre comment, à l'échelle élémentaire, sont assurés les ajustements qui donnent aux mouvements mandibulaires leur précision assez confondante. Elle renseignera aussi sur la finesse de la gradation de l'activité contractile à partir du rapport d'innervation [1] tout en précisant le rôle des messages captés par les propriocepteurs lors du raccourcissement ou du relâchement musculaire. Une telle étude, fondée nécessairement sur l'Électro-physiologie, l'Histophysiologie et la Biochimie, n'a pas encore été très poussée en ce qui concerne la musculature masticatrice. Elle est néanmoins amorcée par KAWAMURA et TAKATA qui ont récemment montré que la consommation d'oxygène paraît beaucoup plus élevée dans le cas des myones entrant dans la constitution des muscles masticateurs que des muscles moteurs des membres. Cette observation les a conduits à admettre, du point de vue énergétique, une différence fonctionnelle entre les uns et les autres. Si de telles investigations présentent un intérêt limité pour interpréter la physiologie de la musculature masticatrice chez les Carnivores et la plupart des Mammifères, elles permettront peut-être d'expliquer quelques faits curieux rencontrés dans certains groupes mammaliens, notamment les Bradypodidés. Chez les Paresseux, en effet, la rapidité des mouvements de mastication, dont la fréquence moyenne atteint 90 cycles mandibulaires par minute (GRASSÉ, 1955), contraste avec la lenteur de leurs mouvements corporels. La solution d'un tel problème ne sera certainement pas le fait des anatomistes mais plutôt des biochimistes ou des biophysiciens. Il n'est pas interdit de penser que l'explication de certaines

1. Traduisant le nombre des myones placés sous l'obédience d'un même motoneurone.

Source : MNHN, Paris

différences dans l'activité de la musculature masticatrice relevées dans les diverses subdivisions d'un même groupe systématique soit à rechercher au niveau le plus élémentaire : histologique ou cytologique.

Il est également possible de conduire l'analyse au niveau supérieur du précédent : celui des faisceaux, des muscles et des groupes musculaires. C'est sur ce plan que nous nous sommes placé dans le présent travail. Du point de vue anatomo-physiologique cela soulève immédiatement un problème délicat : quel que soit le mouvement que l'on envisage, il est nécessairement constitué par une association entre des impressions sensitives (ou sensorielles) et l'acte moteur. Ainsi les mouvements réflexes apparaissent comme des réponses motrices à une stimulation, après réflexion des influx sur les centres nerveux ; par ailleurs, à la base des mouvements volontaires se trouve une image motrice ; quant aux automatismes ne résultent-ils pas d'un couplage sensitivo-moteur mettant en branle le cortex, le cervelet, les noyaux gris centraux, les formations bulbo-protubéranticlles ou spinales, etc.?

Les observations myologiques et arthrologiques doivent donc être obligatoirement confrontées avec les données neurologiques, et réciproquement, puisque, en définitive, les muscles et les articulations ne sont que les organes d'exécution d'un ensemble beaucoup plus complexe et solidaire : *le système neuro-musculaire.*

Dans cette perspective, les mouvements se trouvent classés d'après les types d'afférences — intéroceptives, proprioceptives ou extéroceptives — qui les déclenchent. Ainsi entreprise, l'étude du mécanisme des mâchoires implique la détermination du degré de liberté des actes de la mastication par rapport aux facteurs d'incitation. Cela revient à introduire une distinction fonctionnelle entre mouvements mandibulaires réflexes, automatiques et volontaires (Gaspard, 1967 et 1968). Apparaît alors la très délicate étude des mouvements selon les structures nerveuses impliquées, ce qui suppose non seulement la référence à la systématisation anatomique mais également la prise en considération des bases phylogénétiques et ontogénétiques de cette systématisation. Nous touchons-là à la difficulté principale contre laquelle bute fréquemment la Clinique expérimentale. Étant donné son intérêt pratique, cette question mérite d'être examinée de très près. Considérer les seuls aspects myologiques et arthrologique du problème soulevé par la fonction masticatrice permettrait d'en fournir une solution apparemment satisfaisante ; mais lorsqu'on envisage l'appareil dans son intégralité, on voit combien une telle explication partielle serait fallacieuse. C'est pourquoi nous tentons d'établir un rapport entre les résultats exposés dans les deux premières parties de ce travail et les observations effectuées jusqu'à ce jour en Neurologie et en Physiologie nerveuse de la mastication.

Pour Sherrington (1917), la mastication résulterait du jeu réflexe alternatif d'abaissement et d'élévation mandibulaires, c'est-à-dire de la contraction et de l'inhibition réciproques et périodiques des muscles masticateurs d'une part, des muscles sus- et sous-hyoïdiens, d'autre part. Selon ce physiologiste, à la contraction des dépresseurs mandibulaires correspondrait l'inhibition du tonus des élévateurs, suivie de leur « rebound » post-excitateur. Le réflexe serait donc diphasique, identique à celui des fléchisseurs et extenseurs qui meuvent les leviers ostéo-articulaires des membres. Il consisterait en un abaissement brusque de la mâchoire inférieure suivi, dès l'arrêt de la stimulation, d'un mouvement inverse tout aussi énergique. L'excitation de la muqueuse buccale ou des dents par le bol alimentaire provoquerait ainsi l'ouverture de la gueule, puis, grâce au puissant rebond de la musculature masticatrice, la mandibule serait projetée vers le haut, ce qui déclencherait un nouvel abaissement auquel succèderait un nouveau rebond, et ainsi de suite. Une telle interprétation nous semble extrêmement simpliste. Même chez les Fissipèdes hyénoïdes et félinoïdes qui affirment la fonction sectoriale et, de ce fait, exécutent des déplacements orthaux prédominants, il est impossible de simplifier la cinématique mandibulaire au point de la réduire à une succession de mouvements stéréotypés. En contradiction avec cette conception, nous avons montré l'intervention nécessaire des déplacements ectaux et entaux et fait ressortir la nature hélicoïde des trajectoires mandibulaires ; nous avons également mis en relief la complexité architecturale de la musculature masticatrice ; si, en effet, le temporal peut être tenu pour un élévateur mandibulaire, le masséter et le ptérygoïdien médial sont aptes à attirer la mâchoire inférieure verticalement et transversalement ; quant au ptérygoïdien latéral, il se présente essentiellement comme un muscle ajusteur sollicitant le condyle vers l'intérieur. Par surcroît, le masséter et le ptérygoïdien médial sont constitués de plusieurs chefs capables de mobiliser la mâchoire dans deux directions orthogonales de l'espace, et, corrélativement, de lui imprimer des mouvements de rotation, de translation ou hélicoïdaux. Comment concilier une telle structuration musculaire et une telle complexité cinématique avec la simplicité extrême des mécanismes nerveux invoqués par Sherrington? Les observations de cet auteur ne sont cependant point sujettes à critique ; ses expériences ont été reproduites plusieurs fois, notamment par Bremer (1923), Cardot et Laugier (1923), Hoffmann (1948), King (1955), Kawamura et Fujimoto (1958). Mais, si les protocoles expérimentaux ne peuvent être discutés, l'inter-

Source : MNHN, Paris

prétation proposée est critiquable. Les mouvements mandibulaires qui apparaissent dans les conditions expérimentales (excitation faradique ou mécanique douloureuse) diffèrent radicalement de ceux qui sont *naturellement* accomplis au cours de la mastication. SHERRINGTON a distingué trois réflexes de base : le réflexe d'ouverture, le réflexe de fermeture et la secousse réflexe (« jerk reflex »). Aucun ne nous semble représenter une composante naturelle de la mastication. Le réflexe d'ouverture est déclenché par une excitation douloureuse appliquée dans la région innervée par les branches maxillaire ou mandibulaire du trijumeau. Tandis que les réflexes médullaires ont un fonctionnement itératif, il ne nécessite aucune addition latente. Il ne s'agit nullement d'un acte masticateur, mais d'un réflexe de défense comme l'ont parfaitement montré CARDOT et LAUGIER [1]. Le réflexe de fermeture est déclenché par les stimuli mécaniques légers appliqués au dos de la langue ; sa participation à la mastication (ainsi qu'au temps buccal de la déglutition) n'est pas niable, mais insuffisante à rendre compte du phénomène dans son ensemble. Quant au jerk reflex, il ne se manifeste que dans des circonstances particulières, lors de la morsure, lorsque la mandibule a été rapidement et énergiquement attirée par les sus-hyoïdiens. Il s'agit donc essentiellement d'une réponse des élévateurs à l'extension.

Si la conception de SHERRINGTON est encore acceptée par de nombreux auteurs (elle est, par exemple, adoptée par l'École française de Stomatologie, voir DECHAUME 1949 et 1966), elle n'a jamais fait l'unanimité.

La Physiologie nerveuse de la mastication débute pratiquement avec FERRIER en 1876, lequel montra que la stimulation de points corticaux déterminés déclenche des mouvements rythmiques de la mâchoire inférieure [2]. Mais si, pour cet auteur, la comminution des aliments est un acte purement réflexe, la propulsion du bol alimentaire exige l'intervention du cortex. Reprenant cette étude en 1893, RETHI constata que les mouvements mandibulaires rythmiques peuvent être provoqués par stimulation de la couronne rayonnante et de la capsule interne. Observant en outre que l'excitation des pédoncules cérébraux n'entraîne qu'un trismus et que, par surcroît, les fibres « masticatrices » ne peuvent être reconnues au-delà de la région hypothalamique, RETHI admit l'existence, au niveau des couches optiques, d'un centre « dont la fonction est de reproduire sous l'injonction de l'influx volontaire toutes les combinaisons motrices de la mastication normale et, les suivant dans l'ordre, toute la déglutition. »

BEEVOR et HORSLEY (1894), puis MANN (1895), admirent l'existence d'un centre de mastication (commandant les mouvements rythmiques) chez les Insectivores, les Rongeurs, les Lagomorphes, les Carnivores et les Primates ; ils le situèrent au niveau des circonvolutions sylvienne et supra-sylvienne. Cependant, LEYTON et SHERRINGTON (1917), s'ils reconnurent chez les Anthropoïdes une multitude de points dont l'excitation suscite un déplacement précis de la mandibule, de la sangle jugo-labiale ou de la langue, n'obtinrent en revanche qu'exceptionnellement des mouvements complexes et coordonnés de circumduction mandibulaire à la suite d'une stimulation corticale. Auparavant, BEEVOR et HORSLEY (1890) avaient d'ailleurs constaté, en comparant le Macaque à l'Orang-Outan, que la mastication rythmique est représentée dans le cortex du premier, mais ne l'est pas chez le second. Les travaux que nous venons de rappeler furent à l'origine d'une profonde divergence parmi les anatomo-physiologistes, les uns admettant l'existence d'un centre masticateur intermédiaire, les autres affirmant la relation directe de l'aire masticatrice corticale et des centres bulbo-protubérantiels.

ECONOMO (1904) entreprit, sur le Chat et le Lapin, une double série d'expériences d'ablation et de stimulation. Provoquant la dégénérescence wallérienne du faisceau masticateur par destruction de son aire d'origine, il repéra les fibres au Marchi et conclut que les neurites masticateurs, après qu'un fort contingent ait abouti au thalamus, se perdent dans le *locus niger*. Aussi vit-il dans ce noyau un centre masticateur intermédiaire : « la coordination et la succession de tous les mouvements de l'acte de mastication sont élaborées dans la substance noire. » Ce point de vue a été fermement combattu par MILLER (1920) et BREMER (1923) pour lesquels les fibres masticatrices corticales mettraient *directement* en jeu le mécanisme bulbaire rythmique. Cependant, plusieurs neurologistes (BECHTEREW, BRISSAUT, les VOGT...) admirent aussi l'existence d'un centre intermédiaire, mais le situèrent dans les corps opto-striés. Les cliniciens partagèrent implicitement cette opinion pour rendre compte des troubles de la mastication consécutifs à une encéphalite léthargique. WEXBERG (1921) en vint naturellement à distinguer trois catégories en centres masticateurs : les centres réflexes (bulbo-protubérantiels), les centres d'automatismes primaires (noyaux gris centraux) et les centres d'automatismes acquis (cortex). BREMER combattit également ces hypothèses. Il affirma notamment que la destruction des noyaux du thala-

1. Son intérêt, purement expérimental, en Anesthésiologie, résulte du fait qu'il se présente, à la place du réflexe de DASTRE, comme l'*ultimum reflex*.

2. GAD, auquel on attribue généralement la paternité de cette découverte, ne fit, en réalité, que la rééditer quinze ans plus tard.

0 564012 6

Source : MNHN, Paris

mencéphale ne serait point à l'origine d'un syndrome pseudo-bulbaire [1] ; quand un tel syndrome apparaîtrait, il serait dû à l'atteinte des voies cortico-nucléaires. L'argument est évidemment très fort ; cependant, lorsque BREMER déclare que les interprétations de BECHTEREW et de WEXBERG sont des « considérations toutes théoriques », ne formule-t-il pas une critique qui peut, tout aussi bien, s'appliquer à son hypothèse qu'à la leur?

TRAPEZNIKOV (1897) puis FRANK (1900), opérant sur le Chien et le Macaque, abordèrent le problème par une autre voie. Ils recherchèrent les troubles de la mastication provoqués par l'ablation uni- ou bilatérale des aires masticatrices corticales. Chez ces deux animaux, l'ablation unilatérale entraîne des troubles peu marqués, a prédominance contralatérale. La récupération fonctionnelle est rapide. L'ablation bilatérale en deux temps [2] ne provoque, chez le Chien que des symptômes peu prononcés ; tout se passe comme si la restauration fonctionnelle après l'ablation initiale n'était pas imputable au rôle vicariant de l'aire masticatrice corticale non détruite. En revanche, chez le Macaque, cette intervention entraîne les mêmes désordres que l'ablation bilatérale en un seul temps, laquelle est à l'origine de troubles suffisamment accentués pour qu'il faille nourrir artificiellement les animaux opérés. Dans ce dernier cas cependant, la mastication réapparaît au bout de quelque temps chez le Chien, après un délai plus long chez le Macaque. Le syndrome expérimental de TRAPEZNIKOV et FRANK a été identifié, à tort, au « Fressreflex » d'OPPENHEIM (1904) décrit par cet auteur chez des épileptiques comateux, des enfants diplégiques et un « pseudo-bulbaire » adulte, puis retrouvé par BREMER chez une idiote de six ans incapable de mastiquer (elle devait être nourrie au biberon). Pour rendre compte de ces phénomènes pathologiques, OPPENHEIM fit appel aux mêmes arguments que RETHI puisqu'il invoqua : « la libération de centres d'automatismes sous-corticaux » qu'il situa dans le thalamus. Mais il appliqua cette conception à un objet tout à fait différent car le Fressreflex est un réflexe de succion anormalement persistant ; c'est donc improprement qu'OPPENHEIM emploie le terme de « Kaubewegungen » puisqu'il ne s'agit aucunement d'un réflexe de mastication.

La comparaison des résultats obtenus dans les expériences d'ablation pratiquée à différents niveaux de l'encéphale apporte des renseignements fort intéressants. Chez les Mammifères intégralement décortiqués, l'incapacité de mastiquer est tout d'abord complète, la musculature masticatrice étant en spasmes permanents. Chez les Carnivores, les troubles s'amendent et la mastication se rétablit au bout de quelques semaines. Le Chien décortiqué de GOLTZ (1892), de même que les Chats de DUSSER de BARENNE (1920), déchiraient la viande à belles dents et ramenaient même adroitement entre leurs carnassières les lambeaux prêts à tomber de la gueule [3]. Par contre, chez les Macaques thalamiques de KARPLUS et KREIDL (1914) la récupération fonctionnelle ne s'est point produite. Dans le cas des destructions portant sur le thalamencéphale, un obstacle complique fâcheusement les expériences : la poïkilothermie des Mammifères mésencéphaliques les rend extrêmement fragiles ; corrélativement, on ne peut les maintenir en vie que pendant une période limitée ; or, l'observation prolongée paraît indispensable dans ce domaine où la récupération fonctionnelle est lente (cela impose la prudence en ce qui concerne l'interprétation des résultats). Néanmoins, BAZETT et PENFIELD (1922) parvinrent à maintenir en vie durant trois semaines leurs Chats décérébrés à différents niveaux du mésencéphale, lesquels, à la suite d'excitations de la muqueuse buccale, exécutaient des mouvements coordonnés mais rapidement épuisés. Toutefois, la mastication des aliments ne réapparut jamais. Mais peut-on affirmer que ces animaux aient eu, en trois semaines seulement, le temps de récupérer une fonction normale ou doit-on conclure qu'ils sont devenus incapables de mastiquer?

Quelques expérimentateurs ont détruit partiellement les noyaux gris centraux. Ainsi, PROBST (1900) releva des troubles à la suite de lésions bilatérales du *nucleus ventralis* du thalamus et de l'altération partielle du noyau médian. Mais comme le remarque à juste titre BREMEN, on ne peut arguer de ces observations que le thalamus joue le rôle d'un centre masticateur ; en effet, même en supposant que la destruction ait été suffisamment limitée pour respecter les voies motrices (corticofuges), les symptômes peuvent résulter de l'atteinte des voies corticopètes de la sensibilité buccale (lesquelles relaient justement dans les noyaux thalamiques intéressés par l'expérience de PROBST).

1. Il convient de rapprocher le syndrome expérimental de TRAPEZNIKOV et FRANK du syndrome pseudo-bulbaire de la Pathologie humaine, lequel correspond effectivement à la lésion bilatérale des centres corticaux des muscles à innervation d'origine bulbaire (ou des centres de l'opercule rolandique, c'est-à-dire de leurs fibres de projection). Sur le plan clinique, cela se traduit par des spasmes de la musculature masticatrice combinés à de l'ataxie et de la parésie. Fait remarquable, ce tableau peut être complété par une réflectivité exagérée des muscles masticateurs telle qu'un affleurement des lèvres déclenche des mouvements mandibulaires rythmiques suivis de tentatives de déglutition.

2. Première ablation d'un côté, puis seconde ablation de l'autre côté après récupération d'une mastication normale.

3. Le Lapin thalamique de MAGNUS (1916) récupéra, lui aussi, des réflexes de mastication efficaces.

Source : MNHN, Paris

Il convient de limiter les extrapolations des Carnivores de laboratoire à l'Homme. Chez ce dernier (et dans une certaine mesure chez les Anthropoïdes), les noyaux du thalamencéphale jouent un rôle capital dans la régulation du tonus des muscles ostéo-articulaires, en particulier des muscles à innervation d'origine bulbo-protubérantielle. Les troubles de la mastication peuvent donc, chez l'Homme et les Anthropoïdes, découler simplement de troubles de la tonicité. Les modifications consécutives aux lésions du striatum admettent donc, chez l'Homme et les Singes supérieurs, plusieurs interprétations.

Des observations ci-dessus, il ressort que *le déterminisme neuro-musculaire de la mastication varie non seulement en fonction de l'organisation architecturale de la musculature masticatrice mais aussi du degré d'évolution nerveuse atteint par le groupe mammalien* que l'on considère. Aussi, s'il est possible que chez les Insectivores des mouvements mandibulaires coordonnés soient accomplis suivant un mécanisme purement réflexe, sans participation des ganglions du thalamencéphale ni même, peut-être, celle du cortex, chez des Mammifères comme les Carnivores (et aussi les Rongeurs et les Ongulés), il semble que la mastication ne puisse être qu'imparfaitement exécutée par un mécanisme réflexe de type bulbaire homologue du type spinal. Toutefois, les mouvements de « mastication volontaire » reproduits artificiellement par stimulation des aires masticatrices corticales — chez le Chat en particulier — ressemblent fortement à ceux de la mastication réflexe. C'est cela même qui a conduit Bremer à admettre que cette analogie traduit : « l'identité des mécanismes moteurs en jeu dans la mastication volontaire et dans la mastication réflexe. » D'ailleurs, les excitations corticales et réflexes sont capables d'additionner leurs effets ce qui implique une sommation, un phénomène de facilitation. Le mécanisme moteur rythmique se présente ainsi comme « l'aboutissement commun des influx corticofuges et des influx afférents réflexes » (Bremer). En somme, le néopallium utiliserait des coordinations motrices toutes préparées dans les centres métencéphaliques et myélencéphaliques. La mastication serait exécutée par un mécanisme bulbo-protubérantiel dirigé par l'activité des aires masticatrices corticales. Sans la participation de ces dernières, la fonction ne serait qu'une machination aveugle dépendant de manière rigide et univoque des sensibilités stomatognathiques discriminatives, tactile et kinesthésique, ainsi que des perceptions sensorielles olfactives et surtout gustatives. Grâce aux influx inhibiteurs et facilitateurs, le mécanisme devient plus subtile. Le goût, l'odeur, la consistance des aliments suspendent la mastication ou l'accélèrent suivant qu'ils sont à l'origine d'un désagrément ou d'un plaisir.

Si nous considérons non plus les muscles isolément, mais l'appareil neuro-musculaire, nous relevons un parallélisme entre la complexité des dispositifs et des mécanismes nerveux ou musculaires. Chez les Mammifères inférieurs, tels les Insectivores, les muscles masticateurs présentent une architecture plus simple que chez les Carnivores, les Rongeurs ou les Ongulés. Les analyses de Zlabek, portant sur la structure du masséter chez les principaux types d'Insectivores, montrent que ce muscle comprend quatre couches superposées et interceptées par quatre aponévroses de constitution de forme beaucoup plus simple que celles des autres Mammifères. Cet auteur a également mis en évidence la simplicité de la cinématique mandibulaire chez les Insectivores, laquelle se réduit à des mouvements saccadés de coaptation des mâchoires. Or il se trouve que l'interprétation de Sherrington ne semble guère pouvoir être appliquée qu'à ces seuls Mammifères. Il paraît donc licite de penser que, dans ce cas, la simplicité des mouvements de mastication reflète à la fois celle de l'architecture de la musculature masticatrice et des mécanismes nerveux impliqués. Par contre, dans les trois groupes mammaliens répondant aux trois principales modalités de mastication spécialisée — Carnivores, Rongeurs et Ongulés — la musculature masticatrice offre une organisation plus complexe, les divers chefs contractiles et les aponévroses de constitution se subdivisant en sous-unités assumant des fonctions distinctes. La cinématique mandibulaire devient plus compliquée. Cela va de pair avec une structuration très poussée des dispositifs musculaires et, dans une moindre mesure, avec une organisation nerveuse plus complexe grâce à laquelle le cortex module l'activité bulbaire. L'appareil masticateur lato sensu des Carnivores peut ainsi être tenu pour plus évolué que celui des Insectivores. Par contre, il diffère de celui des Rongeurs et des Ongulés, non point parce qu'il répond à un plan d'organisation plus ou moins achevé, mais parce qu'il correspond à une spécialisation très poussée et originale. S'il est possible de situer à un niveau d'évolution plus élevé la mastication des Carnivores par rapport à celle des Insectivores, il n'en va plus de même avec les Rongeurs et les Ongulés qui figurent deux modalités tout aussi parfaites, quoique très différentes qualitativement, de la fonction masticatrice.

Il serait tout à fait inexact d'inclure les Primates dans l'interprétation précédente. En effet, chez ces derniers, on constate que le plan d'organisation de la musculature masticatrice diffère beaucoup moins de celui des Insectivores, quoique la cinématique mandibulaire atteigne son maximum de complexité. Comment rendre compte du fait que, dans cet Ordre, les mécanismes de la mastication semble acquérir un très haut degré de finesse (incontestablement plus délicat que celui des Carnivores), tandis que

Source : MNHN, Paris

l'architecture des muscles se révèle paradoxalement plus simple? Cette question revêt un intérêt pratique considérable puisque, en définitive, c'est elle qui limite la portée des extrapolations des animaux de laboratoire (notamment dans les observations effectuées sur le Chien ou le Chat) à la Clinique humaine.

Là encore, la confrontation des données de la Myologie et de la Neurologie éclaire le chercheur. La complexité croissante du néopallium chez les Primates se traduit, sur le plan fonctionnel, par l'apparition de formules motrices inconnues des mécanismes bulbaires. En même temps que l'activité corticale s'enrichit, en se diversifiant, les réponses aux excitations se multiplient et deviennent parcellaires. Corrélativement, le nombre des combinaisons motrices s'accroît sensiblement, imprimant à la mastication (surtout chez les Anthropoïdes et l'Homme) de nouvelles propriétés. Or, l'aire masticatrice participe à cette évolution du cortex. Ainsi s'expliquerait le fait que Beevor et Horsley (1890) ne purent trouver de représentation d'une mastication rythmique et coordonnée au niveau du néopallium de l'Orang-Outan, alors qu'ils l'avaient mise en évidence chez le Macaque. Chez les Primates, le mécanisme de la collaboration entre l'aire masticatrice néopalléale et les centres bulbo-protubéranticls ne semble donc pouvoir être simplement identifié (comme chez les Carnivores) à une action directe du cortex. Tout porte à croire que l'injonction corticale met en branle un ou plusieurs centres masticateurs intermédiaires siégeant au niveau du thalamencéphale ou du mésencéphale. Aussi, à bien des égards, chez les Primates supérieurs plus que chez tous autres Mammifères, toute contraction isométrique ou isotonique des muscles masticateurs se présente comme une réponse à l'intégration dans le système nerveux des sollicitations sensitives ou sensorielles de la sphère oro-faciale. La mastication n'est plus à base de réflexes élémentaires, mais d'automatismes qui n'offrent jamais la fatalité des réflexes innés, ni même celle des chaînes de réflexes conditionnels. Son extrême plasticité suggère l'intervention de centres de coordination et de contrôle.

Chez des Carnivores, tels les Canidés, qui avalent gloutonnement leurs aliments après une mastication sommaire, les sensations gustatives jouent surtout un rôle protecteur. L'amertume ou l'acidité d'un corps peuvent suspendre la mastication brusquement, avec la même fatalité qu'une piqûre déclenche le réflexe labio-mentonnier de Dastre ou le réflexe linguo-maxillaire de Cardot. Par contre, chez l'Homme, la gustation joue un rôle très important car les perceptions s'enrichissent en tonalités affectives agréables. Kawamura (1965) est donc parfaitement autorisé à affirmer que la mastication présente un « arrière-plan psychologique ». Les actions de mâcher et de déglutir sont à l'origine d'une émotion joyeuse dont on ne doit pas sous-estimer l'importance psycho-physiologique. Aussi la saveur des aliments conditionne-t-elle le rythme des cycles de mastication et, dans une certaine mesure, la forme des trajectoires mandibulaires.

La consistance des aliments influe également sur le mécanisme des mâchoires. Ce facteur prend plus d'importance chez les espèces omnivores ou frugivores, tant chez les Primates que chez les Fissipèdes ursoïdes. Cela incite à accorder la plus grande attention aux propriétés physiques, et plus particulièrement mécaniques, des corps alimentaires, alors que, traditionnellement, l'accent est mis de préférence sur leur composition chimique. On comprend ainsi les résultats des expériences de télémétrie de Jankelson (1953), d'enregistrement graphique de Kurth (1942), de stroboscopie de Schwartz (1959), qui mirent en évidence les changements de propriétés des cycles de mastication en fonction de la nature des aliments. Ces observations ont été confirmées par Watanabe (1960) qui obtint des électromyogrammes différents suivant la consistance, la dureté et le volume des corps mastiqués.

Dans le même ordre d'idées, il convient de mentionner les travaux de Pruzansky (1952) qui suivit l'évolution des électromyogrammes au cours du ramollissement du corps alimentaire trituré et compara les potentiels d'action obtenus au cours de l'incision et de la trituration. Tsuru (1962) mit pour sa part en évidence l'influence du degré d'abrasion des dents sur l'activité du masséter, les électromyogrammes différant sensiblement chez les sujets à dentures vierges et à dentures usées, pour la mastication d'un même aliment. Ces interprétations s'accordent parfaitement avec les nôtres et montrent l'intérêt qu'il y a, d'une part, à subdiviser la mastication en fonctions sectoriale et broyeuse, d'autre part, à tenir compte, en cinématique mandibulaire, de l'abrasion dentaire.

Dans un ordre d'idées différent, Carlsoö (1952 et 1956), Posselt (1952), Pruzansky (1952 et 1958), McDougall et Andrew (1953), Jarabak (1954), Vaughan (1955), Greenfield et Wyke (1956), Miura (1956), Hickey (1957), Latif (1957), Kamiyama (1959), Ortiz de Zarate (1966) et Kawamura (1966) analysèrent minutieusement (chez l'Homme adulte) l'activité des faisceaux entrant dans la constitution des muscles masticateurs, au cours des différentes étapes des mouvements mandibulaires volontaires, automatiques et réflexes. Grâce à ces travaux, nous possédons actuellement des renseignements précis sur le rôle des divers chefs musculaires. Par ailleurs, Humphrey (1954), Brown (1956 et 1962) et Kawamura (1966) ont établi que le nourrisson n'exécute aucun acte de mastication, mais uniquement des mouvements (fort différents) de succion. Selon ces auteurs, le développement du noyau moteur du facial et du noyau sensitif du trijumeau précède nettement celui du noyau

Source : MNHN, Paris

masticateur. Il se produit donc, au cours de la dentition lactéale, un remaniement radical de la cinématique mandibulaire auquel correspond une transformation profonde des mécanismes nerveux. Ces changements se manifestent relativement plus vite chez les Carnivores que chez l'Homme, puisque les premières dents de lait apparaissent plus précocement.

Il n'empêche que les actes de mastication résultent, chez les uns comme chez les autres, d'un véritable apprentissage. L'acquisition des automatismes paraît se faire suivant un double processus (Roubinov, 1965, et Gaspard, 1967) qui offre une certaine analogie avec l'acquisition des fonctions locomotrices : d'une part, par conditionnement, d'autre part, par automatisation de mouvements volontaires. Roubinov s'est attaché à montrer comment, chez le chiot et le jeune enfant, se constituent des chaînes de réflexes de plus en plus compliquées au cours de la formation des arcades lactéales, puis des remplacements dentaires, jusqu'à la possession de la denture définitive. A mesure que les dents se mettent en place et entrent en occlusion, les mouvements mandibulaires deviennent plus précis, par suite plus efficaces. Sans sous-estimer l'importance des réflexes supérieurs qui se constituent ainsi, nous pensons qu'un autre facteur intervient : l'entraînement musculaire. Tous les Fissipèdes, au cours de leur jeune âge, mordillent et mâchonnent des osselets, voire des cailloux. Les mouvements mandibulaires de plus en plus complexes et énergiques qu'ils exécutent ainsi, à force d'être appris, deviennent de mieux en mieux sus ; corrélativement, ils échappent peu à peu au contrôle constant de la volonté.

Deux sortes d'automatismes de mastication apparaîtraient ainsi, ceux étudiés par Roubinov (qui se forment par l'enchaînement ordonné de réflexes simples) et ceux qui résultent de l'automatisation d'actes primitivement volontaires. Les mouvements mandibulaires accomplis au cours de la mastication se présentent alors comme des réponses motrices aux excitations, sensitives ou sensorielles, de la sphère oro-faciale, qui n'échappent jamais totalement à l'obédience du cortex ; l'activité de ce dernier peut toujours les arrêter ou en modifier le rythme. Cette interprétation nous conduit à émettre deux hypothèses, l'une intéressant la Myologie, l'autre relative à l'Arthrologie.

Lorsque l'on compare, dans une espèce de Carnivores, l'architecture des muscles masticateurs chez le fœtus à terme et chez l'adulte [1], on constate qu'à un âge peu avancé le plan d'organisation musculaire annonce celui de l'adulte. Tous les constituants musculaires sont déjà figurés et disposés suivant le schéma caractéristique de l'Ordre, dès la naissance. Cependant, quels que soient les genres ou espèces considérés, les plans d'organisation fœtaux diffèrent beaucoup moins que ceux des adultes. Les caractères distinctifs n'apparaissent qu'avec l'éruption des dents, notamment en ce qui concerne les tendons et les armatures aponévrotiques intra-musculaires. Les différences marquées, rencontrées chez les adultes, sont par conséquent, pour une grande part, le fait d'une structuration fonctionnelle. En outre, on constate chez le fœtus, que les muscles d'innervation trigéminale diffèrent davantage de ceux de l'adulte, que les muscles d'innervation faciale ou hypoglossienne. La langue possède déjà un plan d'organisation très voisin de celui de l'adulte, tandis que la musculature masticatrice n'a pas encore différencié ses aponévroses de constitution. Cette observation corrobore l'interprétation précédente en montrant qu'à un décalage dans le temps de l'acquisition des fonctions de succion et de déglutition, d'une part, de mastication, d'autre part, correspond un décalage dans la maturation des muscles linguaux et jugo-labiaux et de la musculature masticatrice qui les assument respectivement. Cela vient à l'appui de la conception de Humphrey, Brown et Kawamura relative au développement asynchrone des noyaux du facial et du trijumeau.

Du point de vue syndesmologique, nous sommes conduit à établir un parallèle entre la diarthrose temporo-mandibulaire et les articulations des extrémités. L'étude de l'articulation des mâchoires peut par conséquent bénéficier des progrès récents réalisés en Clinique et en Physiologie sur les fonctions somato-sensibles. Dell et Dumont-Tyc (1963) ont établi que les thermorécepteurs et nocicepteurs enregistrent les divers changements provoqués par le contact avec les objets extérieurs au niveau de *zones exploratrices privilégiées*. Chez les Mammifères, ces dernières comprennent essentiellement les extrémités des membres et la gueule. Les mêmes conditions sont, en effet, réalisées en ces deux lieux du corps. Le contact avec un objet extérieur suscite simultanément : l'excitation directe des récepteurs superficiels et profonds (concentrés au niveau de la peau des extrémités digitales de même qu'au niveau des muqueuses linguale et labiale) et la stimulation indirecte des mécanorécepteurs articulaires (particulièrement nombreux, tant au niveau des articulations des phalanges que des diarthroses temporo-mandibulaires ou du périodonte). Les messages ainsi recueillis simultanément, en deux sièges distants l'un de l'autre, empruntent les mêmes voies de projection et se dirigent vers les mêmes structures thalamiques ou corticales. Ces messages hétérogènes envahissent ainsi le système somesthésique. Or, les

1. Dans toutes les familles de Carnivores, nous avons comparé la structure macroscopique des muscles masticateurs chez les fœtus à terme et chez les adultes.

Source : MNHN, Paris

anatomo-physiologistes ont mis en évidence le parallélisme des organisations somesthésiques trigéminales et médullaires. En effet, le système lemniscal et le système spino-thalamique reçoivent respectivement deux contingents craniens de nature principalement trigéminale (et accessoirement faciale, glosso-pharyngienne et pneumogastrique). Les prolongements centraux des protoneurones (dont les périkaryones siègent dans le ganglion de Gasser) bifurquent en fibres ascendantes et descendantes. Les premières, relayant dans le noyau sensitif principal du trijumeau, convoient les sensations tactiles discriminatives : elles peuvent être tenues pour homologues du système des colonnes médullaires postérieures (le noyau sensitif principal du trijumeau étant lui-même homologue des noyaux de Goll et Burdach) ; les fibres qui en sont issues croisent et rejoignent le lemnisque médial contralatéral [1].
Les fibres descendantes, convoyant les sensations thermiques, algiques et tactiles, sont homologues, au niveau cranien, de celles du système spino-thalamique. Elles s'articulent avec les neurones du faisceau bulho-thalamique.

Ensuite, les deux contingents groupés dans les lemnisques médiaux et les voies spino- ou bulbothalamiques relaient au niveau du thalamus, les messages sensitifs étant transmis au cortex par des neurones de troisième ordre dont les terminaisons se déploient sur les aires somesthésiques. Les travaux de Foerster (1936), Bailey et Bremer (1938), Adrian (1946), Amassian (1951), Penfield et Rasmussen (1952), Woolsey (1952 et 1958), Rose et Mountcastle (1959) et Mountcastle (1961) ont exposé les règles et les conséquences de la somatotopie corticale. Il ressort de ces recherches que l'étendue relative des surfaces occupées au niveau cortical est particulièrement grande pour les mains et la région péri-orale. Cela tient, d'une part, à la densité des récepteurs siégeant en ces deux endroits, à leur importance fonctionnelle sur le plan discriminatif, d'autre part. Chez les Carnivores, l'aire correspondant à la gueule est d'ailleurs relativement plus développée que chez les Primates, comparativement à celle répondant aux extrémités des membres (tant en ce qui concerne l'aire somesthésique primaire que l'aire seconde). Mountcastle et Henneman (1952) ont également décrit les projections en trois dimensions de la somatotopie thalamique. Là encore, le volume de projection est relativement plus important pour les régions hautement discriminatives : mains et bouche.

Les articulations des mâchoires (diarthroses temporo-mandibulaires, symphyse, gomphoses alvéolodentaires et synodontoses) ne doivent point être considérées uniquement comme des « pièces mécaniques », des gonds ou des charnières par exemple. Les récepteurs inclus dans les capsules articulaires, les aponévroses de constitution, le périodonte, sont stimulés par les pressions légères engendrées par les déplacements de la mandibule et des tissus connexes. Ces sensations somesthésiques élémentaires empruntent la voie du système lemniscal. Elles sont à la base des sensations kinesthésiques qui permettent, sans doute, d'apprécier l'angle d'ouverture aussi bien que les déplacements excentrés de la mandibule, tout en dosant la force à déployer pour vaincre, compte tenu de sa position, une résistance alimentaire.

Des phénomènes perceptifs tout aussi subtils peuvent résulter de la combinaison de sensations de même nature, mais de signes locaux différents, ou bien encore de sensations synchrones de natures différentes. C'est ce qui explique que les structures orales et péri-orales soient douées, au même titre que les structures digitales, de facultés topognosiques et stéréognosiques. Ainsi donc, l'aptitude à discerner un nombre élevé de stimuli agissant simultanément en un lieu limité de la cavité buccale, permet l'analyse de la texture et de la consistance des corps alimentaires. La faculté de distinguer une succession (dans le temps) de stimuli appliqués directement en divers points de la muqueuse buccale ou indirectement au périodonte (par action sur les couronnes dentaires) conjuguée aux informations kinesthésiques provenant de la capsule des diarthroses temporo-mandibulaires, des lames aponévrotiques intramusculaires et de la symphyse, permet l'analyse de la forme et la reconnaissance des corps alimentaires. (Il n'est pas interdit de penser que l'association de ces informations de natures différentes, soit synchrones, soit ordonnées dans l'espace et le temps, se trouve à la base d'intégrations d'ordre supérieur, de véritables gnosies).

Les articulations des mâchoires se présentent donc, non seulement comme des dispositifs mécaniques attachant la mandibule au crâne et influant sur les mouvements de la mâchoire, mais aussi comme des organes à fonctions somesthésiques. Il en va exactement de même pour les arcades dentaires et les muscles masticateurs. Les fascias musculaires, les lames aponévrotiques de constitution, les insertions périostées sont à l'origine de messages convoyés par le système lemniscal. *La pennation des masses musculaires, la complexité des armatures tendineuses, la répartition capricieuse des surfaces d'insertion charnues et aponévrotiques, traduisent, par conséquent, non seulement les qualités motrices*

1. L'existence d'un contingent homolatéral est discutée.

Source : MNHN, Paris

mais, dans une certaine mesure, les propriétés réceptrices des constituants de la musculature masticatrice.

En dernière analyse, toutes les recherches portant sur l'appareil masticateur en viennent à considérer la fonction masticatrice comme constituée d'actes « biologiquement significatifs ». Là se trouve introduite la notion d'un « ensemble fonctionnel systématisé », *l'appareil manducateur* des anciens anatomistes (« stomatognathic system » des auteurs de langue anglaise), au service de l'être vivant considéré intégralement et placé dans son milieu naturel (cela au même titre qu'il existe d'autres ensembles fonctionnels systématisés assurant la station, la locomotion, la reproduction, etc.).

A ce niveau le plus élevé de l'analyse se pose le choix des critères « d'utilité » qui, en définitive, se présentent comme des critères d'efficacité. Ce n'est, en effet, qu'à partir de là qu'un évolutionniste pourra prétendre qu'un dispositif paraît plus avantageux chez telle espèce que chez telle autre, ou bien qu'un acte semble plus parfaitement exécuté. D'une manière tout à fait semblable, c'est en se fondant sur ces mêmes critères qu'un clinicien pourra estimer qu'une activité est plus ou moins bien réalisée chez un individu, ou qu'il sera autorisé à parler de dérèglement des fonctions.

Or, le biologiste ne peut, à cet égard, que marquer son hésitation avant d'attribuer à tel ou tel facteur une valeur indiscutable. La spéculation, dans ce domaine, ne repose le plus souvent que sur des hypothèses. A ce sujet, GRASSÉ (1962) remarque : « Qui niera que les structures des êtres vivants ne soient, presque toujours strictement adaptées à leurs fonctions, lesquelles s'ajustent avec exactitude aux conditions du milieu. Les plus récentes découvertes de la Physiologie comparée... en fournissent des preuves convaincantes. Sans doute, tout n'est pas pour le mieux parmi les êtres vivants ; l'inutile, le défavorable, le pernicieux même existent. Étienne RABAUD a insisté, trop peut-être, sur l'importance de l'atélique et du dystélique dans le monde vivant ; mais sa thèse, dans un zèle antifinaliste excessif, l'a conduit à l'absurde, à la négation de l'évidence. En vérité tout être vivant, quel qu'il soit, présente un minimum d'adaptation à des conditions de milieu hors desquelles il ne peut ni subsister, ni encore moins procréer. C'est une règle fondamentale. La sélection naturelle conserve les caractères qui, dans la compétition universelle, confèrent quelque avantage à l'individu et par voie de conséquence, à l'espèce. Elle « finalise » l'évolution puisque constamment elle oriente dans le sens de l'utilité. Mais apprécier l'utile, mesurer l'inutile est toujours œuvre délicate, et même l'évaluation de ces qualités par le dénombrement des survivants n'est pas à l'abri de critiques fort sérieuses. A ma connaissance, aucune analyse, autre que globale, n'a été réalisée jusqu'ici sur ce sujet plein d'intérêt. »

Sans prétendre évidemment répondre à cette question fondamentale qui demeure en suspens, nous tenterons de montrer comment la Bio-mécanique et la Bio-mathématique permettent de discuter la valeur de certains critères d'utilité et de poser le problème difficile des adaptations fonctionnelles.

B — Valeur des critères d'efficacité en Bio-mécanique.

Nous venons de voir que l'une des questions les plus difficiles que rencontrent les évolutionnistes est le choix des critères permettant d'établir une hiérarchie entre les dispositifs et les mécanismes naturels concourant à un même but. Sur le plan morphologique, parmi les divers types d'organisation, quels schémas peut-on considérer comme simples, quels types doit-on tenir pour complexes? Sur le plan physiologique, quels mécanismes offrent des avantages et à quels points de vue? Cela revient, en définitive, à se demander dans quelle mesure évolution et complication vont de pair, et, surtout, à savoir si effectivement une spécialisation représente un bénéfice.

En présence d'un type d'appareil masticateur, ou de l'un de ses constituants se prêtant bien à l'analyse bio-mécanique, l'articulation temporo-mandibulaire par exemple, sur quelles bases comparer les modalités de fonctionnement et, par suite, définir les spécialisations?

Le premier soin est de s'adresser à des appareils dont les constituants et dont les organes connexes sont homologues. Par conséquent, l'Anatomie comparée se trouve nécessairement à la base de la recherche. Elle montre que seuls les Mammifères sont comparables entre eux, dans ce domaine, car seuls ils possèdent une diarthrose de type squamoso-dentaire. Les organes qui concourent à la mastication demeurent, en outre, les mêmes dans l'ensemble de la Classe. Cette recherche préliminaire, fondée sur les homologies, étant faite, le naturaliste peut alors tirer profit des analogies afin de préciser en quoi les divers systèmes réalisés à partir des mêmes constituants d'origine diffèrent sur le plan physiologique. A ce niveau se situe la classification des principales modalités de fonctionnement.

Se pose enfin le problème que nous évoquions plus haut : comment, à partir des deux ordres de faits, morphologique et fonctionnel, déterminer les tendances évolutives? Comment, par exemple,

Source : MNHN, Paris

dire que tel type articulaire, correspondant à une modalité précise de mastication, offre un avantage sur tel autre?

Parvenu à ce point de la recherche, nous nous trouvons porté vers les Sciences exactes ou la Thermodynamique qui, seules, peuvent répondre à nos préoccupations. Dans le cas particulier de l'appareil masticateur, la Mécanique rationnelle est en mesure de nous guider dans le choix des critères d'efficacité.

L'approfondissement de la notion d'*action*, l'une des acquisitions les plus importantes du XVIII^e^ siècle, constitue le fondement de la discussion. Malheureusement, ce que les mathématiciens nomment, depuis MAUPERTUIS, une *action*, est une grandeur qui équivaut au produit d'une énergie par un temps. Il s'agit d'une grandeur « cachée » qui échappe à nos sens. Si les notions d'espace, de temps, de force, de travail ou d'impulsion font partie de notre univers sensible, nous sommes par contre impuissants à ressentir dans l'immédiat ce que représente « physiquement » le produit d'une quantité de mouvement par une longueur dont l'équation aux dimensions s'écrit : $[M]\,[L]^2[T]^{-1}$; il n'empêche que la prise en considération de cette grandeur est apparue comme absolument nécessaire dans la conduite des raisonnements en Mécanique. Il est donc indispensable de faire ressortir son intérêt en Anatomie fonctionnelle, ce qui impose un bref rappel mathématique.

On doit à FERMAT, NEWTON et LEIBNITZ la loi fondamentale suivante : « Quand un nombre réel, fonction différentiable d'une ou de plusieurs variables, passe par un extremum relatif, sa différentielle s'annule. » C'est à partir de cette observation banale, mais approfondie mathématiquement, que se sont faits les progrès considérables liés à l'apparition du calcul différentiel.

Dans le cas de la Géométrie linéaire (à une seule dimension) par exemple, quelle ligne réalise le minimum de distance entre deux points? C'est évidemment la droite, dont la longueur du segment joignant les deux points mesure la distance minimale [1].

Il résulte de ces considérations une première façon de comparer les mouvements accomplis par un mobile, fondée essentiellement sur la *forme* des trajectoires. En Anatomie fonctionnelle, si nous adoptons cette manière de voir, nous considérerons comme *simple* toute trajectoire *minimale*. Dans le cas particulier du déplacement relatif de deux surfaces articulaires, un point pris sur la surface mobile passant d'une position initiale A à une position finale A′, nous serons enclins à admettre que le déplacement le plus parfait est celui qui réalise le minimum, c'est-à-dire le cheminement rectiligne AA′. En acceptant un tel postulatum [2], dans le cas de l'articulation temporo-mandibulaire, le dispositif mécanique le plus parfait pour les mouvements mandibulaires palinaux et pro-palinaux sera la gouttière de glissement à grand axe antéro-postérieur ; pour les mouvements ectaux et entaux, la gouttière transversale ; pour les mouvements orthaux enfin, le système gond-charnière, compte-tenu du fait que la rotation se substitue, dans ce cas, à la translation rectiligne. Telle est bien la triple hypothèse généralement avancée, suivant laquelle les Rongeurs, les Ruminants et les Carnivores figureraient les trois modalités les plus parfaites et les plus hautement spécialisées de la cinématique mandibulaire. Mais nous avons montré, dans ce travail, qu'en réalité les Carnivores ne satisfont point à cette conception. Cela conduit à penser que le problème ne doit point être posé en termes géométriques mais mécaniques. L'obstacle contre lequel nous butons ici a été surmonté depuis longtemps par les mécaniciens. Du point de vue théorique, le problème peut s'énoncer ainsi : pour juger de l'efficacité d'un acte moteur, doit-on admettre que le parcours le plus « avantageux » est celui du chemin le plus court ou celui du chemin permettant au mouvement de se réaliser dans le temps le plus prompt? Étant donnés deux points, comment les joindre *matériellement* pour qu'un élément *matériel* (par conséquent pesant) abandonné avec une vitesse nulle au point de cote supérieure, arrive au point de cote inférieure dans le temps minimal, par exemple? Il ne s'agit donc plus de raisonner sur un point géométrique sans masse parcourant l'espace indépendamment du temps, mais sur un point matériel se déplaçant dans un champ de forces suivant une trajectoire matérielle. On sait que, dans le cas particulier d'un élément glissant sans frottement, la trajectoire permettant le parcours dans le minimum de temps, c'est-à-dire la *brachystochrone*, est un arc de cycloïde. Pour reprendre l'exemple que nous avions emprunté à l'Arthrologie, lors du mouvement relatif des surfaces condylienne et glénoïde de la diarthrose temporo-mandibulaire, les déplacements idéaux ne sont plus figurés par la droite ou par l'arc de cercle.

Primitivement, le problème de la brachystochrone, tel qu'il a été posé par BERNOUILLI en 1696, consistait à déterminer le lieu géométrique que doit suivre un corps pour parvenir d'un point à un autre

1. De la même manière, en Géométrie plane (à deux dimensions), l'aire limitée dans un plan par une ligne fermée de longueur fixe et réalisant le maximum est le cercle. Des exemples du même ordre, choisis en Géométrie dans l'espace (à trois dimensions) montrent que certains solides réalisent des minimums et des maximums de volume.

2. On doit remarquer, du point de la Logique, qu'il s'agit bien d'un postulat et non d'un axiome.

Source : MNHN, Paris

dans le moindre temps, la vitesse au départ étant nulle. LEIBNITZ, NEWTON et L'HOPITAL le résolurent pratiquement simultanément, en montrant qu'il s'agit de la cycloïde, courbe engendrée par un point situé sur une circonférence qui roule sans glisser sur une droite. Dans le cas d'un roulement sur un cercle, intérieurement ou extérieurement à ce cercle, la courbe engendrée est une hypo- ou une épi-cycloïde. Le problème a été généralisé et l'on désigne encore par brachystochrone la courbe par laquelle il faut joindre deux points pour qu'un mobile la parcourant et soumis à une force quelconque, chemine dans le plus petit temps possible[1].

On conçoit aisément que suivant que l'on adoptera comme critère le plus court chemin ou le temps le plus prompt, on jugera de façons très différentes les adaptations des dispositifs anatomiques et les modalités fonctionnelles. On sera, de plus, souvent embarrassé pour établir une équivalence entre les systèmes. Ainsi, la cycloïde à sommet inférieur sera *tautochrone*[1] dans le champ de gravitation, car un point matériel abandonné sur cette courbe s'animera d'un mouvement pendulaire à oscillations isochrones, mais la droite pourra aussi être *tautochrone*, par exemple lorsque le mobile sera soumis à une attraction proportionnelle à sa distance à un point fixe déterminé. Il convient donc de remarquer que si l'on adopte comme critère une dimension spatiale, on sera naturellement conduit à comparer l'efficacité des systèmes à partir du *travail* qu'ils accomplissent (ou d'une grandeur dérivée, la puissance par exemple) ; l'équation aux dimensions de cet « étalon » est : $[M]\,[L]^2[T]^{-2}$. En revanche, si l'on choisit comme critère une dimension temporelle, on se fondera non plus sur le produit d'une force par une longueur mais par un temps, c'est-à-dire sur une *impulsion* d'équation aux dimensions : $[M]\,[L]\,[T]^{-1}$ et de nature radicalement différente du travail.

Nous saisissons, à présent, la portée de la question posée par MAUPERTUIS : « Quelle préférence doit-il y avoir du temps sur l'espace? » Nous sommes désormais en mesure d'aborder la notion d'action qui ne se prêtait pas d'emblée à l'analyse.

Parmi tous les mouvements capables de faire passer un système d'une configuration donnée, à une date donnée, à une autre configuration donnée, à une autre date donnée, le mouvement effectif est celui auquel on serait amené en cherchant à rendre extremum une intégrale de temps portant sur la différence entre les expressions des énergies cinétique et potentielle. La fonctionnelle se trouve donc être ici une grandeur physique équivalant au produit d'une énergie par un temps ou, ce qui revient au même, d'une longueur par une quantité de mouvement.

A la lumière de la discussion précédente, on comprend pourquoi il est indispensable de distinguer radicalement les notions de *travail* et d'*impulsion* dans l'interprétation bio-mécanique de la mastication. On mesure, en outre, l'intérêt capital que revêt, en Myologie, l'analyse de la texture des faisceaux musculaires. Il convient, en effet, d'attacher une grande importance à la longueur relative des segments contractiles et incontractiles des fibres musculo-aponévrotiques. Si nous comparons deux triangles isocèles musculo-tendineux, deux dispositifs différents peuvent engendrer des déplacements d'amplitude égale :

— Ou bien le muscle s'insère uniquement par des fibres charnues au niveau de son sommet, tous les segments tendineux naissant de sa base. Dans cette éventualité WEISS a démontré que la limite entre les substances charnue et aponévrotique est l'arc de cercle compris entre les deux côtés égaux du triangle, tangent à sa base et admettant sa hauteur pour diamètre.

— Ou bien le muscle s'insère uniquement par des fibres tendineuses au niveau de son sommet, tous les segments charnus naissant de sa base. Dans cette seconde éventualité, nous avons établi (1965) que la limite entre les deux portions tendineuse et charnue est la fraction de la cissoïde de Dioclès ayant son point de rebroussement au sommet du triangle isocèle, admettant sa base pour asymptote, sa hauteur comme axe de symétrie, comprise entre les deux côtés égaux et satisfaisant à la relation :

$$y = \sqrt{\frac{x^3}{2R - x}}$$

dans laquelle : R est la demi-hauteur, x et y l'abscisse et l'ordonnée du point de passage de la fibre charnue à la fibre tendineuse, dans un système de coordonnées cartésiennes.

1. La généralisation s'étend aussi aux surfaces ; dans le cas d'une surface de révolution, l'aire élémentaire décrite dans le temps infinitésimal par la projection sur un plan perpendiculaire à l'axe du rayon-vecteur mené du point de cet axe au mobile est porportionnelle au carré de la vitesse. Si la surface de révolution devient cylindrique, la brachystochrone est ainsi formée par l'enroulement de la cycloïde.

Source : MNHN, Paris

L'analyse biomathématique montre donc que, suivant la position qu'occupent les segments charnus et tendineux, la quantité de substance musculaire et de substance aponévrotique pourra varier sans que l'amplitude du mouvement change. Un muscle très tendinifié peut, par conséquent, donc être tout aussi efficace qu'un muscle plus prodigue en tissu charnu, si la perte relative de substance contractile se trouve compensée par un arrangement plus favorable (mécaniquement) des divers segments musculaires et aponévrotiques.

La conception suivant laquelle la longueur d'un muscle varierait en fonction de l'amplitude du mouvement qu'il engendre, ainsi que la règle de la proportionnalité de la force développée à l'aire de la section transversale du corps musculaire doivent être complètement reconsidérées. Dans le cas des muscles penniformes ou semi-penniformes, les divers dispositifs permettant d'accomplir un mouvement d'amplitude donnée offrent des « avantages » très différents, suivant que l'on apprécie leurs qualités à partir du travail ou de l'impulsion qu'ils produisent.

Tel faisceau musculaire, le *masseter superficialis lamina secunda*, par exemple, sera susceptible, chez les Félins, de développer une force beaucoup plus intense suivant une trajectoire plus longue, que chez les Canidés ; cela représente un incontestable « bénéfice », si l'on se réfère au travail physiologique. En revanche, chez les Hyènes, l'avantage sera tout autre ; par rapport à celui des Canidés, le *masseter superficialis lamina secunda* est capable d'imprimer à la mandibule une impulsion beaucoup plus forte. Le produit d'une force par un déplacement (travail) étant de nature radicalement différente de celui d'une force par un temps (impulsion), il n'est pas possible de comparer immédiatement les Félins aux Hyènes. Seule, l'appréciation des actions permettrait cette confrontation directe. C'est pour cette raison que nous avons fondé toutes les comparaisons — homologiques ou analogiques — sur le Chien, type moyen et synthétique.

La plupart des essais tentés, jusqu'à présent, en Biomathématique et Biophysique, pour reconnaître et mesurer « l'avantageux » ou le « défavorable » sont basés sur la Thermodynamique. Il est capital de remarquer que cette méthode d'étude ne s'oppose nullement à celle que nous avons suivie ; bien au contraire, elle la rejoint. En effet, dans ce que l'on nomme « transformation adiabatique » [1], où un système périodique varie très lentement, c'est une certaine *action* (produit de l'énergie cinétique moyenne du système par sa période) qui demeure constante [2].

II — CONCLUSIONS.

Les deux premières parties de notre travail, consacrées respectivement à l'Anatomie descriptive et à l'Anatomie fonctionnelle, sont purement analytiques. Compte tenu de la discussion précédente, nous allons entreprendre maintenant la synthèse des données myologiques et syndesmologiques d'une part, bio-mécaniques, d'autre part. Les observations anatomiques et fonctionnelles seront donc confrontées afin de dégager les caractéristiques de la mastication des Carnivores. Nous proposerons ainsi une interprétation de la fonction masticatrice du Chien ; nous caractériserons ensuite les diverses modalités de mastication rencontrées chez les Fissipèdes et les Pinnipèdes ; nous classerons enfin les variations de la musculature masticatrice.

Mais la Myologie, l'Arthrologie et la Bio-mécanique offrent la possibilité de dépasser le cadre des Carnivores, car elles laissent entrevoir les caractères fondamentaux de l'appareil manducateur mammalien. Aussi, nos dernières conclusions concerneront-elles, non seulement les Fissipèdes et les Pinnipèdes, mais la plupart des Mammifères.

1. Le premier principe de la Thermodynamique (« l'énergie d'un système isolé reste constante ») montre l'équivalence des différentes formes de l'énergie. Le second principe montre, en outre, qu'il y a une hiérarchie entre ces dernières et, par suite, renseigne sur le sens dans lequel une transformation est possible (d'où le nom de principe d'évolution donné souvent au principe de CARNOT). Son énoncé : « Si un changement peut se produire spontanément par une transformation irréversible, le changement inverse ne se produira jamais spontanément » peut donc être présenté sous une autre forme : « Dans une modification réversible d'un système matériel isolé, l'entropie reste constante ; au contraire, dans une modification irréversible d'un système matériel isolé, l'entropie ne peut qu'augmenter ». Lorsqu'une transformation est adiabatique, l'entropie demeure constante, les adiabatiques étant des courbes isentropes.

2. Une image très simple de ce genre de phénomène est fournie par le pendule simple à longueur lentement variable.

Source : MNHN, Paris

A — INTERPRÉTATION DE LA MASTICATION CHEZ LE CHIEN.

Interpréter la mastication chez le Chien revient à préciser les relations existant entre : d'une part, les propriétés des muscles masticateurs, des articulations des mâchoires et des arcades dentaires, et, d'autre part, celles des mouvements mandibulaires accomplis au cours de la morsure, de la fragmentation et du broiement, compte tenu des types de déformation mis en œuvre à cet effet. Il s'agit donc essentiellement de tenter la synthèse des résultats anatomiques et bio-mécaniques, tout en mettant en évidence les caractères fondamentaux des Carnivores à partir du type canin synthétique.

L'analyse cinématique nous a appris que la mandibule peut effectuer, chez le Chien et la plupart des Fissipèdes, trois sortes de déplacements : deux mouvements simples (rotation axiale bi-condylienne et translation transversale) et un mouvement complexe (hélicoïdal uniforme ou varié) résultant de la composition des deux mouvements élémentaires précédents.

Au cours du XIX^{e} siècle et au début du XX^{e}, les anatomistes crurent pouvoir résoudre les problèmes de Mécanique musculaire et articulaire par une application immédiate du principe des leviers. En réalité, tel qu'on le décrit en Anatomie, le muscle ne représente pas nécessairement une unité fonctionnelle. Il paraît donc arbitraire d'envisager son action isolément. Dès 1872, DUCHENNE de BOULOGNE remarquait déjà : « On ne peut conclure de la connaissance de l'action isolée d'un muscle à la connaissance parfaite de la fonction qu'il est appelé à remplir, la fonction musculaire étant toujours le résultat d'une synergie d'actions. » Depuis une quinzaine d'années, les conceptions, et par suite les méthodes, des anatomo-physiologistes ont considérablement évolué, notamment en ce qui concerne la musculature masticatrice. Les électro-physiologistes ont établi que les divers faisceaux massétérins, temporaux et ptérygoïdiens ne sont pas sollicités simultanément au cours de la mastication et se comportent, de ce fait, comme des muscles autonomes. CARLSÖO élargit la portée de l'Électro-myographie en intégrant les notions : anatomique de *faisceau musculaire*, bio-mathématique de *vecteur-force* et *vecteur-moment*, et enfin physiologique d'*activité électrique ;* un pont se trouve ainsi jeté entre la Myologie et la Physiologie musculaire puisqu'il devient désormais possible de rapporter certaines caractéristiques des électromyogrammes à des propriétés morphologiques ou structurales des faisceaux musculo-aponévrotiques, elles-mêmes traduites en langage mathématique à l'aide de vecteurs. ROUBINOV (1958 et 1966) et KAWAMURA (1965) développèrent ces recherches, le premier par la prise en considération du facteur temps (grâce à une étude simultanée par électro-myographie globale ou sélective et myographie), le second par l'analyse conjointe des activités électriques musculaire et nerveuse.

Pour toutes ces raisons, nous fonderons notre interprétation sur les faisceaux élémentaires et non sur les muscles masticateurs eux-mêmes, en envisageant successivement la rotation axiale bi-condylienne, la translation transversale et les mouvements hélicoïdaux.

1° MOUVEMENT DE ROTATION AXIALE BI-CONDYLIENNE.

En état d'occlusion centrique et en position d'ouverture maximale, les onze vecteurs-forces figurant les faisceaux élémentaires de la musculature masticatrice s'orientent respectivement comme il est indiqué sur les figures 48 et 49. Seuls les points d'insertion situés sur le crâne ou le massif facial restent fixes au cours de l'ouverture et de la fermeture de la gueule. Par contre, les points d'attache mandibulaire décrivent des arcs parallèles au plan sagittal médian dont les centres se situent sur l'axe des abscisses. Par conséquent, lors de la mastication ou de la morsure, non seulement les chefs musculaires raccourcissent ou s'allongent, mais changent également de supports.

Les divers arcs ainsi décrits, tout en étant inégaux [1], admettent le même angle au centre. L'apophyse condylienne de la mandibule, bloquée dans le sens antéro-postérieur, gravite donc autour de l'axe bi-condylien. Cela n'entraîne aucunement son maintien dans le sens transversal puisque la projection orthogonale des segments de spire d'une hélice sur la base du cylindre autour duquel elle est enroulée, coïncide avec tous les cercles ou ellipses inscrits à la surface de ce même cylindre. Considérons, à titre d'exemple, le fibre moyenne du *masseter superficialis* (qui développe la force $\vec{F}_1$ en régime isométrique), représentée, en état d'occlusion centrique, par le segment orienté $\alpha_1 a_1$, et au maximum d'ouverture buccale par $\alpha'_1 a_1$. Son origine a_1 est fixe. Sa terminaison pivote autour de l'axe articulaire KK′ suivant un arc $\alpha_1\alpha_1'$ d'angle au centre $\alpha_1 k \alpha_1'$. Simultanément, les dents inférieures décrivent des arcs

1. Les arcs sont d'autant plus grands qu'ils sont éloignés de l'axe de rotation.

Source : MNHN, Paris

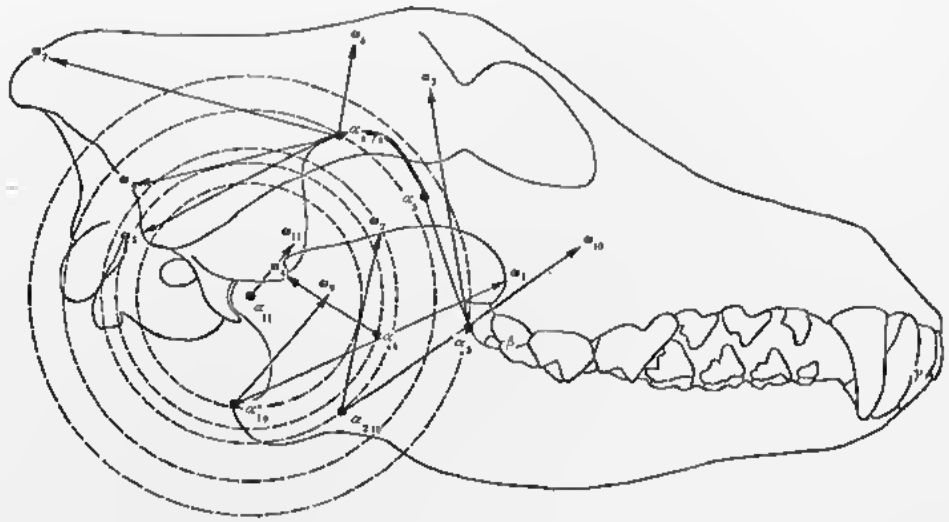


FIG. 48. — *Orientation des onze vecteurs-forces élémentaires, chez le Chien, en état d'occlusion centrique.* Comparer aux épures (construites suivant les principes de la Géométrie cotée et de la Géométrie descriptive de MONGE) de la figure 54.

également centrés sur KK' et d'angle au centre d_1kd_1'. On vérifie que $\alpha_1k\alpha_1' = d_1kd_1'$ et que ces deux angles au centre sont égaux à ceux de tous les arcs engendrés par les origines des dix autres vecteurs représentant les fibres moyennes des faisceaux massétérins, temporaux et ptérygoïdiens. Cette égalité des valeurs angulaires est l'une des caractéristiques fondamentales de la cinématique mandibulaire des Carnivores.

Au cours de la rotation axiale, les effets de chaque faisceau varient en fonction de leur orientation par rapport au plan occlusal. Tous les cas qui peuvent se présenter se ramènent en définitive à trois

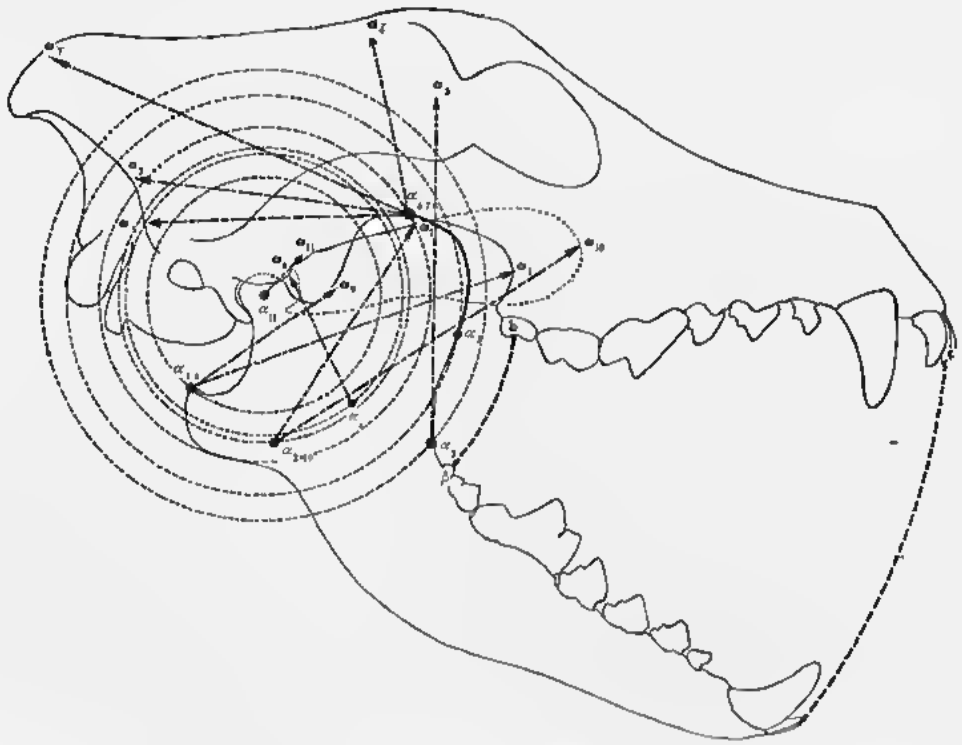


FIG. 49. — *Orientation des onze vecteurs-forces élémentaires, chez le Chien, au maximum d'ouverture de la gueule.*

Source : MNHN, Paris

figurés par le *masseter superficialis*, la *pars temporalis* et le ptérygoïdien latéral. L'interprétation fonctionnelle de ces trois faisceaux suffit à rendre compte des propriétés de la musculature masticatrice (Fig. 50).

a) Le masséter superficiel accroît son effet à mesure que la gueule se ferme ; corrélativement, il participe d'autant plus activement à l'élévation de la mandibule que les dents inférieures se rapprochent de leurs antagonistes. Cela tient essentiellement au fait qu'en position d'ouverture extrême, la composante tangentielle, rotatrice, prend sa valeur minimale tandis qu'elle atteint son maximum en état

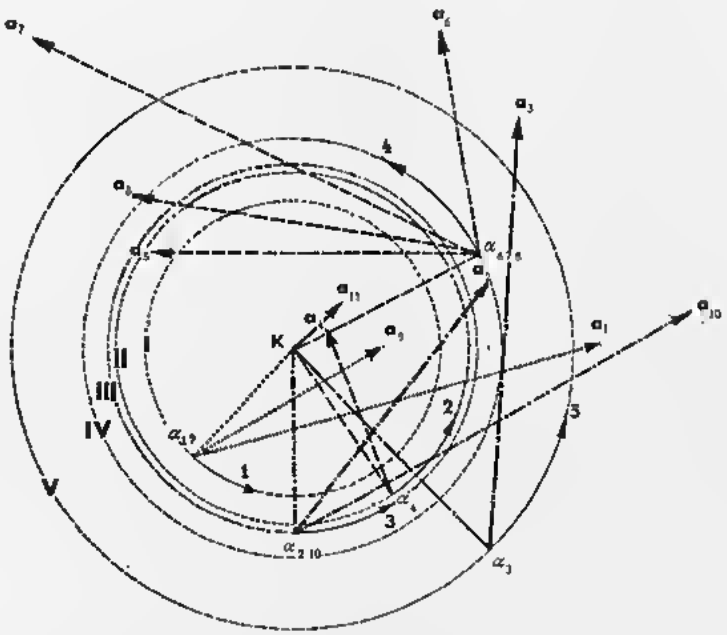


FIG. 50. — *Orientation des composantes parasagittales des onze vecteurs-forces élémentaires chez le Chien, au maximum d'ouverture de la gueule.*

α1 à 11, insertions mandibulaires ; *a*1 à 11, insertions cranio-faciales ; 1 à V, cercles concentriques, supports des arcs décrits par les points d'insertions mobiles ; I, support de l'arc 1 décrit par α1 et α9 ; II, support de l'arc 2 décrit par α4 ; III, support de l'arc 3 décrit par α2 et α10 ; IV, support de l'arc 4 décrit par α5 et 8 ; V, support de l'arc 5 décrit par α3. Les épures sont situées dans un plan perpendiculaire à l'horizontale et au plan de front, donc à la ligne de terre. L'origine de chaque vecteur (insertion mandibulaire) est reliée à K, trace de la ligne de terre. Les cercles I à V et les arcs 1 à 5 sont tous centrés sur K. L'ouverture de l'angle formé par chaque vecteur et le rayon joignant son origine à K, traduit son aptitude à mobiliser la mandibule au départ du mouvement d'élévation. Le moment cinétique est maximum quand l'angle atteint π radians (à 2 kπ près) ; il s'annule quand l'angle s'annule lui-même ou égale 2π radians. Ainsi, le faisceau post-orbitaire du ptérygoïdien médial représenté par $\overrightarrow{\alpha_{10}a_{10}}$, formant un angle voisin de π radians avec α_{10}K, est-il très favorablement disposé pour élever la mandibule. Par contre, le ptérygoïdien latéral est sans effet puisque le vecteur qui le représente passe par K. On remarquera encore que les fascicules entrant dans la constitution d'un même muscle peuvent présenter des propriétés différentes : par exemple, pour les faisceaux du temporal, l'efficacité décroît régulièrement d'avant en arrière.

d'occlusion. C'est exactement l'inverse pour la composante radiaire. Le chef massétérin superficiel remplit donc un double rôle : par sa composante tangentielle, il élève la mandibule en la faisant pivoter autour de l'axe bi-condylien ; par sa composante radiaire, il applique le condyle dans le fond de la glène. On ne peut donc dissocier la fonction cinétique d'un tel faisceau de sa fonction stabilisatrice ; la contraction isotonique (anisométrique) se révèle, non seulement responsable de la mobilisation de la mandibule, mais assure également la contention de l'articulation temporo-mandibulaire. Nous constatons, en outre, que la fibre moyenne du masséter superficiel reste toujours sécante au cercle sur lequel gravite son attache mandibulaire. Cela indique que ce chef, considéré dans son contexte anatomique intégral, travaille dans des limites beaucoup plus réduites que ne le laisserait supposer une étude physiologique conduite sur le muscle désinserré. Le minimum d'effet dont nous avons parlé précédemment n'est donc pas un *minimum minimorum*. Ce dernier répondrait, en réalité, à la position de la mâchoire inférieure pour laquelle la composante radiaire s'annulerait, c'est-à-dire à une position du point origine α_1 telle que la distance le séparant de l'insertion fixe a_1 devienne égale à la longueur de la fibre moyenne

Source : MNHN, Paris

elle-même. Dans ces conditions, la gueule s'ouvrirait de presque du double de ce que l'on observe en réalité. Mais les organes connexes interdisent un mouvement aussi ample et contraignent le masséter superficiel à travailler dans des conditions moins favorables que celles qu'on pourrait logiquement imaginer. D'ailleurs, s'il advenait que la gueule pût s'ouvrir aussi largement, cela ne se produirait qu'une seule fois puisque, dans cette position, le moment moteur s'annulant, tout mouvement de retour deviendrait impossible. C'est cela même qui rend suspectes les reconstitutions des mouvements mandibulaires, chez les formes machairodontoïdes, proposées par MATTHEW.

b) Contrairement aux fibres massétérines superficielles, les fibres temporales sont d'autant mieux orientées pour élever la mandibule que l'ouverture de la gueule est accusée. Par conséquent, c'est dans la position d'ouverture extrême que la contraction de ces fibres atteint son *maximum* et en état d'occlusion centrique sa valeur minimale. En agissant synergiquement, deux faisceaux musculaires occupant des positions différentes par rapport à l'axe de rotation (le *masseter superficialis* et la *pars temporalis*, par exemple) peuvent, par conjugaison des actions réciproques, compenser les variations par excès ou par défaut, des tensions qu'ils développent. On comprend ainsi que le mouvement résultant soit régulier et soutenu. Dans le cas du *masseter superficialis* et de la *pars temporalis*, au cours de la fermeture de la gueule, pendant la première phase du mouvement, c'est surtout le temporal qui intervient, puis, à mesure que son action se dissipe, le masséter prend le relais.

L'Électro-myographie a effectivement montré, chez l'Homme, qu'un tel jeu différentiel se produisait. L'Anatomie fonctionnelle, tout en conduisant aux mêmes conclusions que l'Électro-physiologie, suggère que de telles suppléances tiennent en partie aux changements d'orientation du support des fibres moyennes par rapport aux centres ou axes de rotation (fixes ou instantanés), au cours du déroulement du mouvement.

Notons également que dans le cas particulier des fascicules antérieurs de la *pars temporalis*, la fibre moyenne est presque diamétrale en état d'occlusion, alors qu'elle tend à devenir tangente à la trajectoire circulaire de son attache coronoïdienne, au maximum d'ouverture buccale. Très exceptionnellement, le minimum d'action permis correspond ainsi effectivement au *minimum minimorum*. Ce faisceau travaille donc en utilisant, à la fois, toutes ses possibilités contractiles et cinétiques.

c) Si nous considérons enfin la fibre moyenne du ptérygoïdien latéral, nous constatons qu'à peu de chose près, sa position demeure fixe au cours de l'ouverture et de la fermeture de la gueule. Contrairement à ce que l'on observe pour les autres faisceaux, le support de la fibre moyenne paraît immobile. Une seule explication est possible : de même que l'insertion cranio-faciale reste fixe, la seconde insertion, quoique située sur la mandibule, n'est pas entraînée au cours de la rotation. Elle se projette, en effet, au niveau même de l'axe KK'. Le ptérygoïdien latéral ne joue donc aucun rôle dans la rotation axiale bi-condylienne et n'intervient que dans la translation transversale, bien qu'il soit faiblement dirigé vers le haut [1].

2° MOUVEMENT DE TRANSLATION TRANSVERSALE.

Aucun faisceau de la musculature masticatrice n'est rigoureusement parallèle au plan sagittal médian ; en se contractant, toutes les fibres sollicitent la mandibule soit en dedans, soit en dehors. Étant donnée la très faible inclinaison de plusieurs d'entre elles, leurs composantes transversales deviennent négligeables. Cela signifie que les mouvements mandibulaires de latéralité sont surtout imputables à la contraction de chefs privilégiés et non de la musculature masticatrice considérée dans son ensemble. Nous reconnaîtrons, à cet égard, deux systèmes principaux constitués, chacun, par des faisceaux droits et gauches. Le premier, formé des deux ptérygoïdiens latéraux, agit directement sur les têtes condyliennes. Dans la latéralité mandibulaire à droite, le ptérygoïdien latéral droit est moteur, le gauche frénateur. C'est l'inverse dans la latéralité à gauche. Le second système, comprenant les ptérygoïdiens médiaux ainsi que les fascicules temporaux et maxillo-mandibulaires tendus, des deux côtés, entre les arcades zygomatiques et les apophyses coronoïdes. Dans la latéralité à droite, les fibres du temporal et du maxillo-mandibulaire droits, ainsi que celles du ptérygoïdien médial gauche, sont motrices ; les

1. Le fait qu'un faisceau soit orienté dans une certaine direction n'implique donc pas obligatoirement qu'il agisse suivant cette direction.

Source : MNHN, Paris

premières tirent l'apophyse coronoïde droite en dehors; les secondes l'apophyse angulaire en dedans. Les fibres du temporal et du maxillo-mandibulaire gauches, de même que celles du ptérygoïdien médial droit, sont frénatrices. Dans la latéralité à gauche, le mécanisme est inverse (Fig. 51).

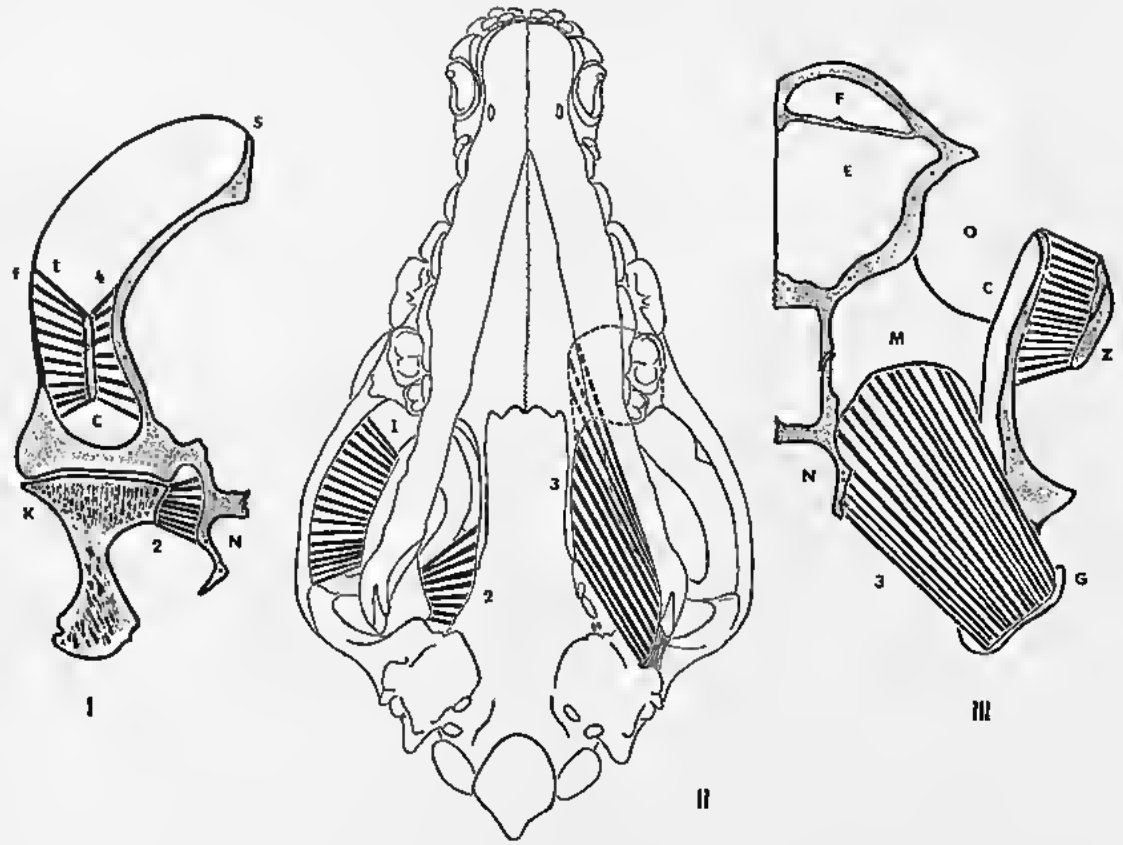


FIG. 51. — *Faisceaux intervenant dans les mouvements de latéralité mandibulaire.*

I, coupe transversale passant au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire (schématique) ; 1, fibres superficielles du temporal reliant l'apophyse coronoïde (C) au *fascia temporalis* (*f*) ; ces fibres tirent la mandibule vers l'extérieur ; 2, ptérygoïdien latéral reliant le condyle mandibulaire (K) à la lame naso-pharyngienne (N) ; ce muscle attire la mandibule en dedans ; 4, fibres temporales profondes reliant l'apophyse coronoïde au crâne ; ces fibres tirent la mandibule en dedans (S : crête sagittale).

II, vue inférieure ; I, fibres reliant l'arcade zygomatique à l'apophyse coronoïde ; ces fibres, appartenant au maxillo-mandibulaire tirent la mandibule vers l'extérieur ; 2, ptérygoïdien latéral (voir ci-dessus) ; 3, ptérygoïdien médial reliant l'apophyse angulaire et le ligament méato-angulaire à la lame naso-pharyngienne ; elles attirent la mandibule vers l'intérieur.

III : coupe transversale passant au niveau de l'apophyse coronoïde ; 1, maxillo-mandibulaire reliant l'arcade zygomatique (Z) à l'apophyse coronoïde (voir ci-dessus) ; 3, ptérygoïdien médial (voir ci-dessus) ; E, fosse cérébrale ; F, sinus frontaux ; G, gonion ; M, maxillaire ; O, orbite.

3° MOUVEMENTS HÉLICOIDAUX.

Les mouvements hélicoïdaux résultent soit d'une action combinée des faisceaux de rotation axiale et de translation transversale, soit de la contraction de fascicules hélicés (ex. : *masseter superficialis lamina prima*). En fonction de la participation plus ou moins importante des faisceaux de rotation et de translation, ou bien du degré de torsion des fibres, les hélices décrites par la mandibule se rapprochent soit de segments de droites orientés transversalement (latéralité de grande amplitude), soit d'arcs de cercles (latéralité de faible amplitude).

Les glissements et frottements interdentaires influencent sensiblement le mécanisme des mâchoires. L'articulé limite les excursions centrifuges et centripètes, dirige la mandibule au cours de la lacération et la reconduit automatiquement dans la position de relation centrique dès que les mâchoires se res-

Source : MNHN, Paris

Angles dièdres limités par le plan de comparaison et le triangle déterminé par le point incisif médian et les points molaires distaux inférieurs, chez les principaux types de Fissipèdes

Valeurs angulaires	*Minimum de contacts inter-dentaires*	*Maximum d'ouverture de la gueule*
CANIDÉS (*Canis*)	18°	58°
MUSTÉLIDÉS (*Meles*)	15°	40°
URSIDÉS (*Ursus*)	8°	35°
HYÉNIDÉS (*Hyaena*)	17°	70°
FÉLIDÉS (*Felis*)	20°	72°
VIVERRIDÉS (*Nandinia*)	18°	70°

serrent. La mécanique des articulations proprement dites (diarthroses et symphyse) et, corrélativement, celle des divers faisceaux de la musculature masticatrice, se trouvent ainsi placées sous l'obédience de l'articulé dentaire.

Par ailleurs, et contrairement à une opinion assez répandue, la mastication ne requiert, chez les Fissipèdes, que des mouvements de moyenne amplitude, cela non seulement dans le sens ectal ou ental, mais aussi ortbalement. Le tableau ci-dessus donne les différentes valeurs angulaires mesurées au niveau des points dentaires physiologiquement remarquables chez les principaux types de Carnivores. Il ressort de ces mesures que le degré d'ouverture buccale nécessaire et suffisant à la trituration ou à la lacération ne représente qu'une faible fraction de l'amplitude maximale autorisée par les diarthroses et les organes connexes. Par surcroît, ces mouvements n'interviennent pas au cours de la mastication, mais simplement au moment de la morsure et de certaines fonctions accessoires (bâillement, préhension etc.).

L'articulation temporo-mandibulaire autorise à la fois la rotation et la translation. Corrélativement, au même titre que chaque point mandibulaire, chaque point dentaire inférieur peut accomplir trois sortes de déplacements : circulaires, rectilignes ou hélicés.

La rotation axiale s'effectue autour du segment joignant les deux centres articulaires droit et gauche. Les condyles décrivent deux trajectoires symétriques par rapport au plan sagittal médian. Tous les points mandibulaires dessinent des arcs semblables. Ils sont situés dans des plans parasagittaux et s'inscrivent sur des surfaces cylindriques admettant pour axe, l'axe bi-condylien de rotation lui-même. De plus, les angles au centre étant égaux (voir ci-devant), quelle que soit la longueur des cordes qui les sous-tendent, le degré d'ouverture des différents arcs demeure donc constant. Les longueurs des trajectoires isochrones sont, par conséquent, entre elles, dans un rapport d'homothétie défini, indépendant de l'instant considéré. Exprimés en radians, les arcs prennent tous la même valeur fractionnaire de π. Contrairement à ce que l'on observe chez l'Homme, aucun phénomène d'ouverture différentielle ne peut être mis en évidence entre l'arc incisivo-canin et les arrière-molaires. Cette constatation capitale restreint la portée des travaux de Dentisterie expérimentale menés sur les Chiens de laboratoire. Elle indique, en outre, que les vitesses linéaires des divers sommets cuspidiens varient exactement dans le même rapport que les carrés des rayons des trajectoires circulaires que ces sommets décrivent, quoique les vitesses angulaires demeurent constantes. Cela revient à dire que tout déplacement relatif des crocs vers l'avant, s'il entraîne une diminution d'intensité des efforts déployés par les pointes canines, suscite inversement une augmentation sensible de leur vitesse linéaire lors de la fermeture de la gueule. Maints auteurs n'ont tenu compte que du premier facteur (Becht, en particulier) en estimant que toute migration des dents vers l'avant, en allongeant le bras de levier de la résistance alimentaire, affaiblissait la pression développée au niveau des dents travaillantes ou bien, inversement, que tout recul relatif des arcs dentaires entraînait un accroissement de la puissance masticatrice, par suite de la diminution du moment du couple résistant. Un tel raisonnement n'est valable que dans la mesure où les arcades antagonistes demeurent très voisines et que les muscles masticateurs se contractent isométriquement, c'est-à-dire dans les conditions d'un travail statique (l'isométrie pouvant d'ailleurs

Source : MNHN, Paris

se combiner dans une certaine mesure à l'isotonie). Cette interprétation perd toute valeur en régime isotonique pur, lorsque la mâchoire inférieure se trouve projetée à vive allure en direction du massif facial, condition réalisée au cours de la morsure. Dans ce cas, plus les canines sont situées antérieurement, plus leur vitesse linéaire augmente lors du mouvement de fermeture. Si la migration mésiale entraîne une diminution de la force élévatrice, elle accroît néanmoins considérablement l'énergie cinétique de la mandibule au niveau des canines. La morsure met en jeu l'effet de choc, c'est-à-dire la transformation quasi-instantanée de l'énergie cinétique au niveau de l'aire de percussion. Ce qui importe donc n'est point tant l'intensité de contraction des masses musculaires que : la vitesse linéaire des pointes canines, la masse et la forme de la mandibule, enfin la surface d'impact [1]. La morsure de certains Canidés (Loup et Renard notamment) se révèle non moins pénétrante que celle des Félidés, quoique la force élévatrice des muscles masticateurs soit plus faible. Ces faits rendent également compte de la redoutable efficacité des dents chez les Viverridés et les Mustélidés qui pratiquent la mordication.

FIG. 52. — *Mise en tension de la capsule et du ligament latéral externe de l'articulation tempo-mandibulaire des Carnivores.* En haut : La mandibule est en position d'occlusion centrique ; les fascicules capsulaires et ligamentaires sont distendus. En bas : la gueule est ouverte au maximum ; les fascicules capsulaires et ligamentaires sont tendus. L'arrêt du mouvement d'abaissement mandibulaire n'est pas le fait de la résistance mécanique du ligament latéral externe ; les mécanorécepteurs siégeant dans la capsule sont stimulés et se trouvent à l'origine de messages proprioceptifs ; les abaisseurs sont inhibés.

FIG. 53. — *Jeux méniscal et capsulaire dans un mouvement mandibulaire de latéralité chez les Carnivores.* (Les flèches indiquent le sens du déplacement). Au niveau de l'articulation tempo-mandibulaire se déplaçant entalement, le ligament latéral externe est tendu, le ligament interne distendu et le ménisque déplacé vers l'intérieur ; au niveau de l'articulation se déplaçant ectalement, le ligament latéral externe est distendu, le ligament latéral interne et le ménisque, attirés vers l'extérieur. Dans une moindre mesure, des contraintes analogues apparaissent entre le condyle et l'apophyse post-glénoïde.
(Remarquer le jeu différentiel des deux articulations symétriques).

Au cours de la translation ectale ou entale, les condyles glissent transversalement dans les glènes, l'un vers l'intérieur, l'autre vers l'extérieur. La translation s'effectue donc suivant l'axe bi-condylien de rotation. Tous les points mandibulaires décrivent des segments de droites, perpendiculaires au plan sagittal médian. La latéralité intervient principalement dans la dilacération des tissus élastiques ou fibreux, lorsque le prédateur, après avoir implanté, en les alignant verticalement, les cuspides de ses carnassières, déporte brusquement la mandibule en dedans. L'amplitude du mouvement transversal est assujettie à celle de la rotation. Le débattement latéral de la mandibule s'accusant, au cours de l'ouverture buccale, la translation sera d'autant plus ample que l'abaissement de la mâchoire inférieure le sera lui-même (l'arcade dentaire supérieure imposant une limite aux déplacements ectaux et entaux). Lorsque le degré d'ouverture devient tel que les contacts interdentaires disparaissent, la mandibule se trouve particllement libérée. Son excursion centrifuge est cependant limitée car, à partir de ce moment, interviennent directement les dispositifs articulaires et musculaires, affranchis désormais de l'emprise des connexions dentaires. Les faisceaux masticateurs responsables des mouvements de latéralité limitent le jeu latéral. Les constituants articulaires (capsule, ligaments latéraux interne et externe) interviennent également, en s'opposant au déplacement ectal du condyle situé du côté travaillant, et au déplacement ental du condyle balançant. Or, il se trouve que les

1. Plus l'aire de percussion se restreint, plus la morsure devient perforante ou sécante. Lorsqu'elle se réduit au seul point d'impact ou à une arête tranchante, l'effet produit atteint son maximum d'efficacité.

Source : MNHN, Paris

fibres du ligament latéral externe se tendent à mesure que le degré d'ouverture buccale augmente. La résistance opposée par ce ligament au déplacement centrifuge du condyle s'élève donc progressivement (Fig. 52 et 53).

Le disque articulaire joue, lui aussi, un rôle contenteur. Attaché à la mandibule, en dehors et en bas, et à la racine transverse de l'apophyse zygomatique du temporal, en dedans, il dessine, en état d'occlusion centrifuge, un S italique étiré. Lorsque la mandibule se déplace latéralement, de curviligne, il devient rectiligne, se tend et lutte alors contre le glissement transversal de l'apophyse articulaire. Coiffant intimement le condyle sans reproduire rigoureusement — en creux — sa forme exacte, le disque s'amincit à sa partie antéro-externe [1]. Son épaisseur diminue donc de dedans en dehors et d'arrière en avant. Or, il livre insertion, par son bord interne, à quelques fibres du ptérygoïdien latéral et, par son angle antéro-externe, à un trousseau museulo-tendineux de la *pars posterior* du *masseter profundus*. La contraction différentielle des fascicules ptérygoïdiens et massétérins, en agissant sur le ménisque, assure constamment l'homogénéité de la diarthrose. Cela explique qu'en dépit de sa forme en croissant à concavité supérieure, le condyle mandibulaire se révèle apte à accomplir des mouvements de translation, étant donné que le disque se déplace en même temps que lui. La dépression de la surface articulaire inférieure se trouve donc toujours comblée et aucun mouvement de bascule ne se produit. Il existe, par conséquent, un jeu combiné des deux articulations temporo-méniscale et ménisco-mandibulaire, la première étant principalement intéressée par ce mécanisme. Le rôle des constituants articulaires ne doit évidemment pas être envisagé simplement sous l'angle mécanique. La capsule, les ligaments, le disque se trouvent (par les récepteurs de la proprioception qu'ils contiennent) à l'origine de sensations conscientes ou inconscientes qui, par voie réflexe, font participer secondairement la musculature au mécanisme articulaire lui-même. Les faisceaux se comportent alors comme des « ligaments actifs » et il n'est guère douteux que ceux d'entre eux qui interviennent directement dans l'accomplissement des mouvements de latéralité jouent un rôle capital dans la contention articulaire. Nous avons déjà évoqué la participation des faisceaux ptérygoïdiens et massétérins, qui, en sollicitant le ménisque, influencent indirectement le mécanisme articulaire. Rappelons aussi que le masséter superficiel bloque latéralement le condyle et surtout que la *pars reflexa* et le ptérygoïdien médial en déprimant, en dedans ou en dehors, le ligament méato-angulaire, sollicitent le *processus angularis mandibulae* et, par suite, impriment à la mandibule un mouvement de godille, capable d'accentuer ou de contrarier les déplacements condyliens.

Un mouvement hélicoïdal s'accomplit lorsque la rotation et la translation se produisent simultanément. Entrent en action, synchroniquement, les faisceaux responsables des deux catégories de mouvements. Deux modalités de fermeture de la gueule peuvent se présenter suivant que le trajet mandibulaire de retour coïncide avec celui d'ouverture, ou bien que les pointes cuspidiennes s'ajustent préalablement, soit à droite, soit à gauche, avant l'accomplissement de la lacération. Cette dernière éventualité répond aux conditions de la fonction sectoriale.

Au cours de l'ouverture buccale, le ménisque de chaque diarthrose se trouve pincé entre la partie bombée du condyle mandibulaire et l'apophyse post-glénoïde. Le ptérygoïdien latéral restant inerte, le disque articulaire, chassé à la manière d'un « pion de jeu de puces », file passivement vers l'extérieur et vers l'avant, ou bien est attiré dans cette même direction par les fascicules de la *pars posterior* du *masseter profundus*. L'articulation conserve ainsi son homogénéité au cours de la rotation. Le ménisque comble la béance qui se crée progressivement dans l'angle antéro-externe de la diarthrose, par suite de l'incongruité des surfaces articulaires temporale et mandibulaire. En même temps, il libère la place nécessaire pour loger le versant condylien postérieur fortement bombé.

Dès que l'ajustage des pointes cuspidiennes se produit, à la faveur d'un léger glissement ectal, le condyle mandibulaire s'écarte de l'apophyse post-glénoïde. Il se porte, non seulement vers l'extérieur, mais également très légèrement vers le haut (notre conception rejoint ici celle de LAFOND et de SCAPINO). Cela implique la mise en jeu du ptérygoïdien latéral, faute de quoi la concordance des surfaces de roulement ne serait plus maintenue. Les fascicules ptérygoïdiens entrant en action, tandis que les massétérins se relâchent, le disque, attiré vers l'intérieur, rattrape le jeu articulaire en introduisant sa partie la plus mince dans l'interligne rétréci par suite du glissement condylien.

*
* *

Les deux diarthroses travaillent ensemble et sont étroitement solidaires. Au cours de la mastication (principalement de la fonction sectoriale), les deux articulations temporo-mandibulaires ne fonc-

1. Sans devenir « libre dans la cavité articulaire » comme l'a affirmé LAFOND (1928).

Source : MNHN, Paris

tionnent cependant pas symétriquement. Si la mandibule se déplace transversalement, tout en tournant autour de son axe, le condyle mandibulaire situé du côté vers lequel s'effectue la translation s'applique fortement contre la surface glénoïde et se décolle de la surface articulaire post-glénoïde. En revanche, le condyle opposé s'écarte légèrement de la surface temporale, pour s'appliquer énergiquement contre la surface post-glénoïde. Au cours de la mastication, les mouvements de latéralité à droite ou à gauche s'accomplissent, par conséquent, autour de deux centres instantanés de rotation, droit et gauche. La mandibule se balance très légèrement frontalement.

Les apophyses post-glénoïdes convergent vers l'intérieur ; les condyles mandibulaires se trouvent placés, de ce fait, en opposition l'un par rapport à l'autre. Pour que des mouvements de latéralité se produisent, il semble donc indispensable qu'ils s'assortissent d'une petite rotation dans le plan horizontal. Cela suppose forcément que les deux hémi-mandibules puissent jouer relativement, l'une par rapport à l'autre. L'étude des conditions d'équilibre nous a conduit à admettre que les articulations temporo-mandibulaires étaient le siège de contraintes transversales, ce qui témoignait en faveur de sollicitations également transversales des deux branches de l'arc mandibulaire. Nous constatons, à présent, que l'Arthrologie conduit aux mêmes conclusions. Ces faits prennent tout leur sens à la lumière des observations relatives au fonctionnement de la symphyse. Il est un fait très important, entrevu par Lafond (1928), repris par Marchand (1940) et Scapino (1965) : chez le Chien, la laxité symphysaire autorise de légers mouvements relatifs des deux hémi-mandibules La mâchoire inférieure n'est pas indéformable comme celle des Primates ou des Périssodactyles. Elle est douée de souplesse, à la manière d'une pincette dont les branches peuvent se rapprocher ou s'éloigner légèrement l'une de l'autre. Scapino a récemment (1965) mis en évidence la structuration fonctionnelle de cette articulation semi-mobile chez le Chien. Ses observations s'accordent parfaitement avec les nôtres (Gaspard, 1964), en particulier avec l'interprétation cinématique que nous proposons [1].

B — LES PRINCIPALES MODALITÉS DE LA MASTICATION CHEZ LES CARNIVORES.

La morphologie dentaire a toujours constitué l'une des principales bases de la Systématique des Mammifères. Corrélativement, la classification de ces derniers reflète leur adaptation aux régimes alimentaires, d'où les noms de Carnivores, Insectivores, etc. D'autres désignations font plus particulièrement allusion à la mastication elle-même — Rongeurs, Ruminants, etc. — ou simplement à la morphologie dentaire — Tubulidentés, Simplicidentés, etc —. En fait, il ne s'agit-là que d'expressions approximatives consacrées par un long usage. Chacun sait que plusieurs Carnivores sont entomophages tandis que certains Insectivores sont créophages. Afin d'éviter les ambiguïtés, les auteurs tendent de plus en plus à réserver les termes d'origine latine aux fins taxinomiques et à appliquer ceux d'origine grecque aux régimes alimentaires, ce qui conduit à distinguer parmi les Carnivores des espèces créophages, phytophages, microphages (en particulier entomophages), nécrophages, malacophages, etc. [2]

D'un autre point de vue, les anatomistes ont défini divers types morphologiques dentaires spécialisés : le type *toechodonte* (τοῖχος : muraille ; ὀδούς, όντος : dent), où les cuspides des molaires sont disposées en rangées transversales, donnant naissance à des crêtes vestibulo-linguales après abrasion; le type *bélodonte* (βέλος : flèche), où les cuspides se placent en rangées mésio-distales, les sillons intercuspidiens longitudinaux étant plus profonds que les transversaux ; le type *sélénodonte* (σηλήνη : croissant de lune), variante du type hélodonte ; le type *sécodonte* ou sectorial enfin, à cuspides tranchantes. Ces spécialisations sont définies de manière différente, suivant que les auteurs admettent la théorie de la trituberculie (plus exactement le néo-tritubercülisme de Simpson), ou la théorie de la multituberculie (polyhunie de Forsyth-Major ou théorie de la trisériation supérieure et de la bisériation inférieure d'Anthony). Dans le premier cas, le schéma fondamental correspond au type *trituberculo-sectorial* ou *tribo-sphénique* ; dans le second, au type *parabunodonte*. Ces diverses conceptions, faisant encore l'objet de nombreuses polémiques, se sont très vite étendues à des considérations anatomo-physiologiques intéressant l'appareil masticateur, la mastication et les spécialisations des régimes alimentaires. Les relations que l'on a prétendu trouver entre morphologie dentaire et articulaire, composition des régimes et propriétés des mouvements mandibulaires paraissent, pour la plupart, hautement conjecturales (Gaspard, 1967). Afin d'éviter toute confusion, nous proposons une nouvelle nomenclature,

1. Nous n'avons pris connaissance des travaux de Scapino que tout récemment. Nos observations respectives, souvent concordantes, ont été conduites absolument indépendamment. Ce fut pour nous une grande surprise de constater la convergence, voire, l'identité, de nos interprétations.

2. Les termes frugivore, omnivore, granivore, piscivore, herbivore et carnassier restent cependant largement employés.

Source : MNHN, Paris

indépendante des systèmes précédents, dans laquelle les Carnivores sont classés uniquement d'après les propriétés des mouvements mandibulaires et la nature des contraintes appliquées aux corps alimentaires pendant la mastication. Les suffixes « vore » (*vorare* : dévorer), « phage » (φαγέω.ῶ : je mange) et « trophe » (τρεφω : je (me) nourris) étant déjà employés respectivement par les systématiciens, les écologistes et les bio-chimistes, dans des sens très précis, nous utiliserons une nouvelle racine : « maste » (μαστάζω : je mâche). Les diverses modalités de mastication rencontrées chez les Carnivores actuels correspondent à l'un des huit types suivants :

— *type poecilomaste* (πυίκιλος : varié, divers), figuré par le Chien et les Fissipèdes à la fois broyeurs et lacérateurs ;

— *type aléomaste* (ἀλεῶ-ῶ : je mouds), illustré par les Ours bruns et les Pandas qui broient leurs aliments ;

— *type tribomaste* (τριβω : j'écrase), différent du précédent, dans lequel les aliments ne sont pas véritablement triturés mais écrasés par compression ou concassés ; la Loutre marine se range dans cette catégorie ;

— *type temnomaste* (τέμνω : je coupe), figuré principalement par les Félins qui tranchent les masses musculaires ;

— *type schizomaste* (σχίζω : je brise violemment), surtout représenté par les Hyènes capables non seulement de couper la chair tendre mais également de briser des os extrêmement durs par effet de choc ;

— *type trogomaste* (τρώγω : je croque), rencontré chez les espèces qui se nourrissent de particules diverses : Insectes, graines, petits fruits secs, etc. ;

— *type blaptomaste* (βλάπτω : je blesse, je lèse), voisin du précédent, auquel appartiennent des prédateurs de petite taille mangeant leurs proies vivantes et pratiquant la mordication ;

— *type cleptomaste* (κλεπτω : je dérobe) groupant la plupart des Pinnipèdes qui happent leurs proies et les déglutissent presque immédiatement.

I° TYPE POECILOMASTE.

Le type poecilomaste correspond, en quelque sorte, à la modalité de mastication pratiquée par la majorité des Canidés ; il résume, pour cette raison, les caractéristiques fondamentales des Carnivores. Du point de vue strictement cinématique, il se caractérise par l'accomplissement de mouvements mandibulaires hélicoïdaux dans lesquels la rotation domine très largement la translation. Le débattement mandibulaire, dans le plan horizontal, prend une valeur de 1/2 cm à 1 cm au maximum, chez le Chien domestique. La mastication met en œuvre de nombreux types de déformation : cisaillement, compression, flexion et, dans une moindre mesure, extension et torsion. Il s'agit-là essentiellement de déformations franches par rupture. La déformation par fatigue ou la percussion ne sont pratiquées qu'exceptionnellement. Le régime alimentaire est varié, à prédominance carnée cependant. Les variations de régime traduisent davantage la plurivalence de l'appareil masticateur que des spécialisations affirmées. Les prédateurs poecilomastes pratiquent conjointement la fonction sectoriale et la fonction broyeuse. Toutefois, les lambeaux ne sont pas franchement tranchés, mais déchiquetés ou déchirés. De même, la trituration et la dilacération se montrent assez sommaires. L'aliment ne subit pas une véritable comminution. On ne peut parler, dans de telles conditions, de pétrissage d'un bol alimentaire. Les proies ne subissent d'ordinaire ni action sécante ni écrasement poussés, mais plutôt une action contondante entraînant simplement la division en fragments grossiers, faiblement insalivés et rapidement déglutis. Les mouvements mandibulaires intervenant dans cette préparation mécanique s'adaptent aux propriétés mécaniques de l'aliment. Les os volumineux ou très résistants, les tissus coriaces, fibreux ou élastiques, les petites particules sont habituellement laissés pour compte.

Le Chien domestique étant nourri artificiellement, ne peut fournir de renseignements précis sur la composition du régime des Carnivores poecilomastes. Son apatitude à manger les aliments les plus divers traduit néanmoins de larges possibilités fonctionnelles. Cela se trouve confirmé par l'étude des Dingos, Chiens marrons redevenus sauvages, qui chassent les petits Mammifères mais s'adressent aussi aux détritus et immondices. L'étude du régime des Fissipèdes poecilomastes implique donc l'examen des espèces sauvages. *Canis lupus* s'attaque aux Moutons, Bœufs, Chevaux et même à l'Homme ; il chasse par hordes ou en solitaire et, dans ce cas, se montre tout aussi rusé que le Chacal. Il se nourrit également de Rongeurs, d'Oiseaux, de Grenouilles et d'Insectes (Hannetons particulièrement). *Canis*

Source : MNHN, Paris

aureus tue uniquement de petits Mammifères et Oiseaux ; il recherche également les fruits, les œufs et les Insectes. Il suit de loin les grands fauves afin de profiter des charognes qu'ils abandonnent ; on prétend-même qu'il déterre les cadavres dans les cimetières. *Canis latrans* a des mœurs comparables ; son régime, très varié, se compose de matières végétales, de détritus et de petits animaux (Lapins, Rats, jeunes Oiseaux des prairies). Le régime de *Cerdocyon thous*, quoique omnivore, se révèle plus franchement carnassier. Par contre, *Chrysocyon brachyurus* recherche principalement les fruits et ne dédaigne pas les petits Vertébrés, notamment les Mammifères fouisseurs qu'il déterre avec ses dents. Le régime de *Vulpes vulpes* varie avec les saisons ; surtout carnassier en hiver, le Renard est omnivore aux autres époques. Il s'attaque aux volailles et aux petits Mammifères (Taupes, Hérissons, Rongeurs et Lagomorphes). Il chasse également les Oiseaux aquatiques et pêche les Écrevisses et Poissons au bord des ruisselets. Le régime alimentaire comprend également des raisins, des fruits dérobés dans les vergers, du miel et de nombreux Insectes. Le Renard opère en général la nuit, affûte ses proies comme les Félins, ou bien bondit sur elles après s'en être approché sans bruit. L'alimentation des renardeaux est presque exclusivement assurée par la mère[1]. *Fennecus zerda* a été qualifié « d'émérite chasseur ». Il s'attaque aux Gerboises, Oiseaux et Lézards sahariens; il consomme également de nombreux Insectes. Le régime d'*Alopex lagopus*, extrêmement varié, comprend des Goëlands, Poissons, Échinodermes épineux, Crustacés et œufs. Le Renard polaire se nourrit aussi du corps des Baleines échouées et des restes de Phoques abandonnés par les Ours blancs. Il ne dédaigne pas les fruits. Cependant, l'élément le plus important de son régime est constitué par les Lemmings. On a d'ailleurs montré que les déplacements et fluctuations numériques des populations d'*Alopex* sont liés à ceux de ces petits Rongeurs. Le régime alimentaire d'*Urocyon cinereo-argentatus* est composé de petits Mammifères (Souris, Écureuils, Lapins...), d'Insectes, de Mille-pattes, de fruits (raisins et baies) et de charognes. Une étude récente de Bannikov (1964) a montré l'importance inattendue des Insectes dans l'alimentation de *Nyctereutes procyonoides* : 47 % à 93 % du poids des aliments, dans toutes les régions de son habitat et à toutes les saisons. Cet écologiste signale, en outre, les petits Vertébrés (Insectivores, Murinés, Oiseaux, Poissons et Batraciens), les Mollusques et les charognes. Parmi les Cuoninés, *Cuon alpinus* met à mort de grands Ongulés et se montre surtout carnassier. Il en va de même de *Lycaon pictus* qui s'attaque particulièrement aux Antilopes. Quant à *Otocyon megalotis*, son régime comprend surtout des Insectes et de petits Rongeurs.

En définitive, la composition des régimes, chez les Canidés, répond bien à la bivalence fonctionnelle de leur denture, à la fois coupante et broyeuse. Chez les espèces franchement carnassières, la fonction sectoriale s'affirme, tandis que la fonction triturante s'accuse lorsque le régime s'oriente dans un sens omnivore. De plus, lorsqu'il devient nettement microphage ou entomophage, on assiste à une augmentation de la hauteur des cuspides dentaires avec accentuation de l'intercuspidation.

L'affirmation de la fonction sectoriale s'accompagne également d'une prédominance de la rotation mandibulaire sur la translation ; celle de la fonction broyeuse va, par contre, de pair avec l'apparition de mouvements de latéralité plus amples. Il est très significatif de constater à cet égard que les couches superficielles du masséter et du ptérygoïdien médial s'accroissent ou se réduisent en rapport avec les modifications de l'articulé dentaire et que, par ailleurs, la direction des faisceaux d'ajustement de la musculature masticatrice varie sensiblement, tandis que celle des faisceaux de puissance se révèle beaucoup plus stable.

Dans le cas particulier du Fennec, les remaniements extrêmement importants des surfaces occlusales entraînent une transformation profonde de l'articulé. Le Renard du désert évoque ainsi les Mustélidés et Viverridés blaptomastes. Comme chez ces derniers, l'angle de divergence des fibres musculo-aponévrotiques décroît sensiblement. Les faisceaux massétérins et ptérygoïdiens se regroupent autour de leurs composantes géométriques (les vecteurs-forces élémentaires se concentrent sur le support de la résultante générale du système vectoriel auquel ils appartiennent). Il en résulte une apparence de simplification morphologique. Mais il ne faudrait pas établir, trop hâtivement, de rapports directs entre cette « simplicité » texturale des muscles masticateurs et l'exiguïté de la taille. Le problème paraît beaucoup plus complexe. S'il est vrai qu'en général la morphologie dentaire varie avec la grandeur corporelle et que, pour reprendre une formule d'Anthony et Friant : « Les dents jugales des grands animaux se montrent beaucoup plus compliquées que celles des petits animaux voisins », il convient d'être très prudent dans les généralisations intéressant l'appareil manducateur considéré dans son ensemble. Le changement d'échelle limite l'extrapolation. Les dents jugales, en effet, n'ont pas seulement besoin

1. Après un stade de nourriture lactée vient une période au cours de laquelle la renarde donne des proies tuées à ses renardeaux et régurgite des aliments préalablement broyés; elle leur apporte ensuite de petits animaux vivants, puis chasse en leur compagnie jusqu'à ce qu'ils la quittent pour vivre en adultes.

Source : MNHN, Paris

d'une forme déterminée mais, en outre, d'une saillie suffisante de leurs cuspides. Avec des dents possédant les mêmes proportions que celles du Tigre ou du Lion par exemple, les mâchoires du Chat ne seraient plus fonctionnelles. Nous pensons que si, chez le Fennec, l'appareil masticateur s'est spécialisé par rapport à celui des formes canines synthétiques, cette spécialisation paraît singulière, de nature radicalement différente de celles rencontrées chez les Canidés affirmant la fonction sectoriale (ex. : Dhole) ou la fonction broyeuse (ex. : Chacal). Cette remarque a une portée générale : chez les petites espèces, si la réduction globale est homothétique, la réduction des parties peut être différentielle. Ainsi la réduction dimensionnelle des couronnes dentaires, très sensible pour les diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual, est en revanche assez faible en ce qui concerne la hauteur d'engrenure. Corrélativement, les cuspides deviennent relativement plus saillantes. L'engrènement des dents est alors tel qu'on ne doit plus parler de relations inter-dentaires par frottements mais de connexion réciproque des arcades antagonistes par intercuspidation cunéiforme. Du point de vue bio-mécanique, la transformation est radicale : au cours de la mastication, l'animal ne peut pratiquement plus effectuer de mouvements de latéralité mandibulaire. Sa composante horizontale disparaissant, le mouvement hélicoïdal tend à se muter en une rotation axiale bi-condylienne pure. Faut-il donc se montrer surpris, dans ces conditions, d'observer un regroupement des faisceaux musculo-aponévrotiques autour de la composante générale des mouvements de rotation?

En résumé, parmi les Canidés, les espèces figurant le mieux le type poecilomaste sont : *Canis familiaris*, *Canis lupus* et *Lycaon pictus*. *Canis aureus*, *Canis mesomelas*, *Canis latrans* et *Chrysocyon brachyurus* amorcent le type aléomaste; *Cerdocyon thous* et *Cuon alpinus*, le type temnomaste. *Vulpes vulpes* et *Alopex lagopus* annoncent le type hlaptomaste, parfaitement réalisé par *Fennecus zerda*. Le type trogomaste apparaît chez *Urocyon cinereo-argentatus*, *Nyctereutes procyonoides* et *Otocyon megalotis*.

2° TYPE ALÉOMASTE.

Le type aléomaste est parfaitement illustré par les Ours bruns et les Pandas. Il se caractérise par de sensibles modifications de la morphologie des dents, des remaniements beaucoup plus limités de de la musculature masticatrice, enfin une nette spécialisation du régime dans le sens omnivore. Les Ursidés et les Ailurinés aléomastes sont les seuls Carnivores chez lesquels l'aliment soit véritablement mâché. La mastication ne se réduit plus à une simple fragmentation. De véritables mouvements rythmiques de circumduction mandibulaire sont accomplis. Le corps alimentaire subit effectivement une ébauche de pétrissage, mettant en jeu non seulement des mouvements d'élévation et d'abaissement, mais aussi des déplacements tangentiels. Néanmoins, les mouvements verticaux restent prédominants.

Chez les Canidés omnivores, lorsque l'ouverture buccale est légère (condition répondant à la trituration), les cuspides dentaires peuvent décrire des trajectoires combinant des déplacements diagonaux (dans le plan occlusal) et transversaux. Quand les mouvements condyliens s'inscrivent sur une ellipse à foyers antérieurs, les déplacements cuspidiens s'orientent ectalement ou entalement. Cette faculté s'accuse nettement chez les Ursidés et les Ailurinés aléomastes, de façon différente suivant les espèces, voire les individus. La forme des surfaces articulaires et la répartition des facettes d'usure dentaire montrent, par exemple, que chez certains Ours bruns, les deux foyers de l'ellipse coïncident, le mouvement devenant alors circulaire. Chez d'autres sujets, les condyles présentent une concavité regardant en haut et en arrière ; les trajectoires dentaires et condyliennes s'inscrivent ainsi sur des ellipsoïdes (nécessairement de révolution) et, à la limite, sur des sphères concentriques. Cette importance plus grande du jeu articulaire chez les espèces aléomastes tient en partie au fait que la diminution sensible de la hauteur d'engrenure des dents jugales (corrélative de l'atténuation de la sécodontie) entraîne le déblocage de la mandibule qui n'est plus encastrée dans l'arcade dentaire supérieure. Aux rapports d'emboîtement réciproque très étroits des dents maxillaires et mandibulaires se substituent des relations par glissement et frottement. Les dents pré-carnassières diminuent de volume et se molarisent, tandis que les rétro-carnassières s'élargissent ; l'aspect sécodonte des couronnes s'efface ; la carnassière supérieure s'adjoint un hypocône, le talonide de la carnassière inférieure s'accroissant également et dépassant en volume le trigonide. Corrélativement, l'angle α de CRUSAFONT diminue sensiblement. En outre, les mâchelières acquièrent de multiples tubercules accessoires arrondis et séparés par des sillons intercuspidiens peu profonds.

Les chefs musculaires préposés à la rotation axiale bi-condylienne présentent des propriétés voisines de celles des Carnivores poecilomastes. Par contre, les faisceaux responsables des mouvements de latéralité se renforcent et s'orientent plus franchement dans le sens transversal, en rapport avec le plus

Source : MNHN, Paris

grand débattement ectal ou ental de la mandibule. Cette spécialisation n'entraîne pas de profonds changements musculaires. Seuls, les faisceaux de translation sont remaniés. Nous constatons ainsi que les variations musculaires sont beaucoup moins prononcées que les variations dentaires.

En définitive, l'appareil masticateur des espèces aléomastes diffère de celui des poecilomastes sur le plan odontologique. Les différences affectant les mouvements mandibulaires sont donc surtout imputables aux changements d'articulé.

Au cours de la mastication, les aliments sont non seulement rompus (particulièrement par compression) mais également déformés par fatigue. L'affirmation de la fonction broyeuse répond bien à la tendance omnivore des espèces aléomastes.

3° TYPE TRIBOMASTE.

Le type tribomaste est exceptionnel chez les Carnivores. *Enhydra lutris* le réalise néanmoins parfaitement. Tandis que la Loutre commune, piscivore, présente la denture typique d'un carnassier, la Loutre marine, en grande partie malacophage, possède des molaires à couronnes surbaissées et à tubercules mousses. On est obligé d'admettre, dans ce cas particulier, que la transformation des dents jugales, qui a entraîné la disparition de tout caractère sectorial, concorde avec un changement de régime alimentaire. Il faudrait bien se garder d'aller plus loin en étendant l'explication à la cinématique mandibulaire. Il n'est absolument pas possible d'établir un quelconque rapprochement, même une lointaine analogie, avec les dispositions rencontrées chez les Mammifères omnivores parabunodontes capables de pratiquer la circumduction, eux aussi dotés de couronnes basses à cuspides arrondies. Loin de mastiquer en effectuant des mouvements de circumduction, *Enhydra* broie les coquilles et les carapaces en faisant effectuer à sa mâchoire inférieure un mouvement de rotation axiale bi-condylienne presque pur. Cela montre bien que les relations entre morphologie dentaire et cinématique mandibulaire ne sont point bi-univoques. La bunodontie n'implique donc pas nécessairement la complexité des déplacements mandibulaires. D'ailleurs, l'indice condylien rapproche *Enhydra* des prédateurs les plus spécialisés (indice condylien voisin de celui du Tigre). De plus, l'analyse de l'articulé dentaire indique que, paradoxalement, chez cette espèce bunodonte, les mouvements accomplis dans le plan horizontal sont extrêmement réduits. Dans ce cas très particulier, il devient possible d'affirmer, avec FRIANT, que les mouvements mandibulaires ne peuvent être que verticaux (interprétation primitivement appliquée aux Fissipèdes affirmant la fonction coupante et vérifiée, au contraire, chez la Loutre marine dont la denture a perdu tout caractère sectorial).

4° TYPE TEMNOMASTE.

Le type temnomaste représente la spécialisation la plus caractéristique des Carnivores. Il est illustré par les Fissipèdes qui affirment la fonction sectoriale : Félins, Cryptoprocte et Viverridés de taille moyenne ou forte, s'adressant de préférence aux masses charnues tendres qu'ils tranchent parfaitement entre leurs carnassières acérées. Ces prédateurs redoutables sont remarquablement doués pour mettre leurs proies à mort. Mais ce qui les caractérise surtout, c'est leur faculté de découper en lambeaux des masses musculaires relativement volumineuses. La fonction broyeuse disparaît pratiquement. La mastication consiste essentiellement en une division par lacération ou en un arrachement. La proie n'est généralement pas dévorée totalement. Le prédateur marque une prédilection pour les tissus mous et abandonne aux charognards tout ce qui lui paraît trop dur ou coriace.

Du point de vue odontologique, le type temnomaste se singularise surtout par la réduction numérique et volumétrique des rétro-carnassières, l'effacement (voire la disparition) du talonide de la carnassière inférieure, le développement des pré-carnassières et des canines. En outre, tandis que l'angle α de CRUSAFONT augmente fortement (il peut devenir obtus), l'angle β diminue sensiblement.

Les remaniements musculaires sont également importants. Les faisceaux responsables de la rotation axiale bi-condylienne modifient leur direction en même temps que ceux qui suscitent les mouvements de translation. Le dispositif musculaire se perfectionne donc simultanément de deux manières différentes : les chefs élévateurs augmentent à la fois leurs possibilités cinétiques (en changeant d'orientation) et dynamiques (en s'épaississant fortement). Les faisceaux de latéralité se dirigent franchement dans le sens transversal, ce qui répond parfaitement aux impératifs de la fonction sécante nécessitant non seulement le rapprochement mais également l'application ferme des biseaux dentaires antagonistes. Enfin, les divers supports des forces intervenant dans la rotation se répartissent régulièrement dans l'espace, pratiquement à intervalles angulaires égaux, ce qui leur permet de se relayer au cours de la

Source : MNHN, Paris

fermeture de la gueule suscistant un rapprochement à la fois mesuré et énergique des carnassières travaillantes.

La forme conoïde des condyles mandibulaires s'accorde également avec l'accomplissement de mouvements hélicoïdaux déliés et réguliers, par combinaison d'une rotation axiale très ample et d'une translation certe beaucoup plus limitée. De telles excursions mandibulaires impliquent que l'aliment oppose une résistance relativement faible au rapprochement des mâchoires et qu'il se déforme progressivement sans à-coups. Ces conditions se trouvent satisfaites lors du cisaillement des tissus charnus tendres pour lesquels les Félins marquent une nette préférence.

Les mouvements mandibulaires hélicoïdaux paraissent plus raffinés que dans le type poecilomaste, ce qui est dû en grande partie à la forme conique de la surface condylienne et à la conformation spiralée de l'aire articulaire de roulement.

5° TYPE SCHIZOMASTE.

Les Hyènes, et dans une moindre mesure le Glouton, se révèlent particulièrement aptes à briser les corps alimentaires les plus résistants. Ils utilisent fréquemment à cet effet la percussion uni- ou bilatérale. Ce sont les seuls prédateurs qui mettent en œuvre, indépendamment de la morsure, l'effet de choc et rompent brutalement les corps rigides interposés entre les arcades dentaires. C'est la modalité de mastication qui diffère le plus de la fonction broyeuse.

Il convient de remarquer que le type schizomaste s'apparente au type temnomaste. En effet, les Hyènes, au même titre que les Félins, coupent parfaitement les tissus tendres (fonction dévolue aux carnassières). Elles peuvent, en outre, briser les os entre leurs dents pré-carnassières pyramidales et robustes. Le type schizomaste se révèle donc *bivalent* du point de vue fonctionnel, ce qui permet de comprendre que les dispositifs musculaires offrent des propriétés intermédiaires entre celles des types poecilomaste et temnomaste.

Les remaniements musculaires ne sont pas rigoureusement semblables chez les Félins et chez les Hyènes. Les moments-moteurs sont plus élevés chez ces dernières, les muscles étant capables d'agir avec une très grande efficacité au tout début du mouvement d'élévation mandibulaire. Ces faits peuvent être mis en relation avec l'utilisation de l'effet de choc, lequel implique un démarrage très rapide de la mâchoire inférieure à partir de la position d'ouverture extrême de la gueule. En revanche, les faisceaux de latéralité s'orientent moins franchement dans le sens transversal que chez les Félins, vraisemblablement en raison de la moindre accentuation de la sécodontie. Cette interprétation se trouve corroborée par un troisième fait : chez les Hyènes, les divers supports des forces intervenant dans la rotation axiale bi-condylienne ne se disposent pas aussi régulièrement que chez les Félidés. La mandibule, projetée violemment au départ est ensuite entraînée par inertie chez les premiers, tandis que chez les seconds les faisceaux disposés à intervalles égaux se relaient progressivement au cours de la fermeture de la gueule, permettant un rapprochement plus régulier des dents travaillantes.

6° TYPE TROGOMASTE.

Le type trogomaste se rencontre chez des Fissipèdes de taille moyenne — Canidés, Mustélidés, Procyonidés — aux régimes les plus divers mais comprenant toujours une proportion importante de particules dispersées ou de petites proies associant une partie molle à une partie résistance. Il s'agit le plus souvent d'espèces microphages, granivores ou entomophages. Les aliments peuvent être indifféremment d'origine animale ou végétale ; ils présentent une enveloppe coriace (exosquelette chitineux des Insectes et Myriapodes, tuniques cellulosiques des akènes et des graines etc.) et un contenu plastique ou pulvérulent (organes internes des Artbropodes, réserves amylacées ou succulentes des petits fruits etc.).

La mandibule exécute des mouvements d'amplitude moyenne ou faible dans le sens orthal, la déformation des corps alimentaires se faisant surtout par écrasement, extension, flambage ou dilacération. Deux types de remaniements musculaires apparaissent chez les Fissipèdes trogomastes : les faisceaux de latéralité se dirigent transversalement, ceux de rotation tendent à s'orienter parallèlement au plan d'occlusion centrée. Les gabarits dentaires sont fort variables, mais montrent constamment des couronnes à tubercules pointus et sillons intercuspidiens anfractueux. Les condyles mandibulaires deviennent cylindriques, à la fois plus massifs et d'une forme plus régulière, ce qui est particulièrement net chez les Mélinés.

Source : MNHN, Paris

L'aliment coriace, hétérogène, de dimensions réduites, exige pour être déformé la coaptation énergique et répétée des mâchoires, ce qui se traduit par l'accomplissement de rotations centrées ou excentrées, de faible amplitude, alternant avec des déplacements transversaux saccadés. En somme, il n'y a pas composition de deux mouvements élémentaires en un mouvement hélicoïdal régulier — comme dans le type temnomaste — mais succession, dans le temps, de mouvements de rotation et de translation. Cela permet de rendre compte à la fois des ressemblances et des différences présentées par les deux types spécialisés illustrés par les Félins et les Blaireaux. Tous deux exigent l'alignement des axes condyliens, indispensable à la translation *rectiligne* et la régularité des surfaces articulaires de roulement nécessaire à la rotation pure. Chez les espèces trogomastes, la forme cylindrique du condyle (à la fois régulière et iso-résistante) confère une grande stabilité à la mâchoire inférieure lors de l'accomplissement des mouvements orthaux effectués en position excentrée, sans appui dentaire supplémentaire.

De même que le type trogomaste diffère sensiblement du type temnomaste, il se distingue également du type aléomaste. En effet, les cuspides ne travaillent point par frottement ou glissement, mais à la manière de pilons et de mortiers, chacune écrasant le fragment placé au fond du sillon intercuspidien ou de la *fovea* dans lesquels elle pénètre. Le corps alimentaire est ainsi concassé, puis écrasé par les mouvements alternatifs d'engrènement et de désengrènement.

Par ailleurs, le type trogomaste offre des caractères intermédiaires entre les types poecilomaste et tribomaste.

7° TYPE BLAPTOMASTE.

Le type blaptomaste se rapproche par certaines de ses propriétés du type trogomaste, par d'autres du type temnomaste. On le rencontre chez les Fissipèdes pourvus de dents pointues dont les cuspides possèdent une forte hauteur d'engrenure ; avec le type trogomaste, il correspond à la modalité particulière de mastication nommée *mordication*. Si les Viverridés et les Mustélidés illustrent le mieux le type blaptomaste, ce dernier se retrouve chez les espèces de petite taille, quel que soit le groupe auquel elles appartiennent (par exemple, le Fennec parmi les Canidés) [1].

Comme chez les Fissipèdes trogomastes, la mastication prend un caractère rythmique. La mandibule effectue des mouvements alternatifs rapides entraînant l'engrènement et le désengrènement des dents. Le resserrement des mâchoires est énergique mais fugace. La répétition des morsures a pour effet principal de perforer la proie (dévorée vivante le plus souvent) au niveau des multiples points d'impact des cuspides aiguës et tranchantes. C'est ainsi, par exemple, que les Mangoustes parviennent en peu de temps à percer non seulement la peau mais aussi le crâne des petits Rongeurs. Très rapidement, la tête de la victime est dissociée, puis transformée en une pulpe molle formée d'esquilles d'os, de tissus mous réduits en charpie, mélangée au sang et abondamment imbibée de salive. Cette bouillie est déglutie au fur et à mesure, à la manière d'un liquide épais et visqueux.

Ce type de mastication ne requiert que des mouvements de rotation de faible amplitude. En effet, la comminution du corps alimentaire résulte principalement de la répétition des mouvements multipliant les points d'impact.

Il ne correspond pas de gabarit musculaire défini au type blaptomaste, mais un système particulier réalisé, à partir de modèles musculaires différents, par *convergence*. Il se caractérise essentiellement par le renforcement du temporal et la réduction concomittante du masséter et du ptérygoïdien médial d'une part, le parallélisme des lignes d'action des fibres moyennes du temporal, du masséter et du digastrique d'autre part. Par suite de leur orientation longitudinale, les muscles masticateurs précités sollicitent la mandibule tangentiellement aux trajectoires circulaires lorsque les dents avoisinent la position d'occlusion. Cela permet des mouvements alternatifs d'élévation et d'abaissement de faible amplitude, mais extrêmement rapides. Le masséter et le temporal agissent, en effet, de chaque côté simultanément, et animent la branche montante de la mandibule, par rapport à l'axe bi-condylien, à la manière d'un guidon. En revanche, la contraction des digastriques provoque le rappel quasi-instantané de la mâchoire inférieure vers le bas, l'engrènement dentaire étant à peine établi.

1. Par ailleurs, le type blaptomaste se retrouve également chez de nombreux Insectivores, la plupart des Chiroptères et divers Primates. On le rencontre même chez un Rongeur Myomorphe : *Deomys ferrugineus*, THOMAS. Ce type peut donc être primitif (comme cela semble être le cas chez les Insectivores) mais peut également apparaître secondairement à l'intérieur des groupes les plus hautement spécialisés.

Source : MNHN, Paris

8° TYPE CLEPTOMASTE.

Le type cleptomaste répondant à un régime surtout piscivore, se rencontre chez la plupart des Pinnipèdes. Il est caractérisé par une incontestable régression de la musculature masticatrice et, du point de vue odontologique, par une nette tendance à l'homodontie. Il a pu être réalisé de façons tout à fait indépendantes chez les Otaries, les Phoques et le Morse qui n'offrent pas le même degré de simplification de la texture des muscles masticateurs.

Chez les Phoques et le Morse, les mouvements de latéralité mandibulaire diminuent d'amplitude au point de disparaître parfois ; les déplacements de la mâchoire inférieure tendent, par conséquent, à se réduire à de simples rotations. Les mouvements ectaux et entaux subsistent chez les Otaries, encore capables d'effectuer des déplacements hélicoïdaux. L'appareil masticateur régressé des Phocidés et des Odobénidés devient un simple instrument de préhension et de capture, tandis que chez la plupart des Otariidés la fonction sectoriale est conservée ; ces derniers Pinnipèdes montrent donc une disposition intermédiaire entre le type poecilomaste canin et le type cleptomaste parfait figuré par les Phoques. Cela ne signifie en aucune façon qu'ils représentent un maillon intermédiaire entre les Fissipèdes et les autres Pinnipèdes.

C — CLASSIFICATION ET INTERPRÉTATION DES VARIATIONS DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE CHEZ LES CARNIVORES.

L'interprétation fonctionnelle comparative de la musculature masticatrice des Carnivores implique la classification des variations présentées par les chefs musculo-aponévrotiques. Ces dernières peuvent affecter : l'origine ou l'extrémité des faisceaux élémentaires, leurs lignes d'action, enfin la forme de leurs fascicules constitutifs [1].

1° VARIATIONS AFFECTANT LES INSERTIONS DES FAISCEAUX ÉLÉMENTAIRES DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE.

Le cas le plus simple correspond au déplacement des deux attaches d'un chef musculaire, sans changement de sa ligne d'action. Le vecteur représentant, dans son entité, le faisceau est alors *lié* à un support ; il agit, par conséquent, toujours suivant la même direction. Corrélativement, son moment par rapport à l'axe bi-condylien ne peut varier qu'en intensité ; il en va de même pour sa composante normale au plan sagittal médian. Un tel remaniement musculaire est généralement en relation avec un changement de forme des aires osseuses d'insertion ou des aponévroses de constitution.

Les fascicules charnus du *maxillo-mandibularis*, reliant l'apophyse coronoïde à l'arcade zygomatique, sont sujets à de tels remaniements. Chez les Canidés, le zygoma s'écarte moyennement du coroné ; par contre, chez les Félidés et les Hyénidés, il s'en éloigne au maximum, tandis qu'il s'en approche le plus chez les Pinnipèdes. Dans les trois cas cependant, les fibres du maxillo-mandibulaire conservent, à peu de chose près, la même orientation et les mêmes rapports squelettiques. La seule différence porte donc sur la longueur des segments contractiles, ce qui se traduit, du point de vue bio-mécanique, par une augmentation du débattement mandibulaire latéral chez les Félidés et les Hyénidés et par sa diminution chez les Otariidés et les Phocidés, par rapport aux possibilités moyennes des Canidés. En somme, un tel remaniement ne retentit que sur l'amplitude des mouvements de latéralité. Nous vérifions bien que l'affirmation de la fonction sectoriale chez les Félins et chez les Hyènes s'assortit d'un accroissement d'amplitude de la translation transversale de la mandibule ; en revanche, chez les Pinnipèdes, la régression de la musculature va de pair avec une diminution d'importance des déplacements ectaux et entaux.

1. Nous n'envisageons pas ici les variations affectant la section physiologique ou la longueur relative des segments contractiles et incontractiles intéressant respectivement la contraction en isométrie et en isotonie.

Source : MNHN, Paris

2° VARIATIONS AFFECTANT LA DIRECTION DES FAISCEAUX ÉLÉMENTAIRES DE LA MUSCULATURE MASTICATRICE.

Il arrive aussi que les chefs musculaires changent de support. Dans ce cas, plus fréquent que le précédent, l'une ou les deux insertions modifient leurs rapports squelettiques, ou bien encore chaque attache musculaire conservant ses rapports osseux, un changement portant sur les proportions des os

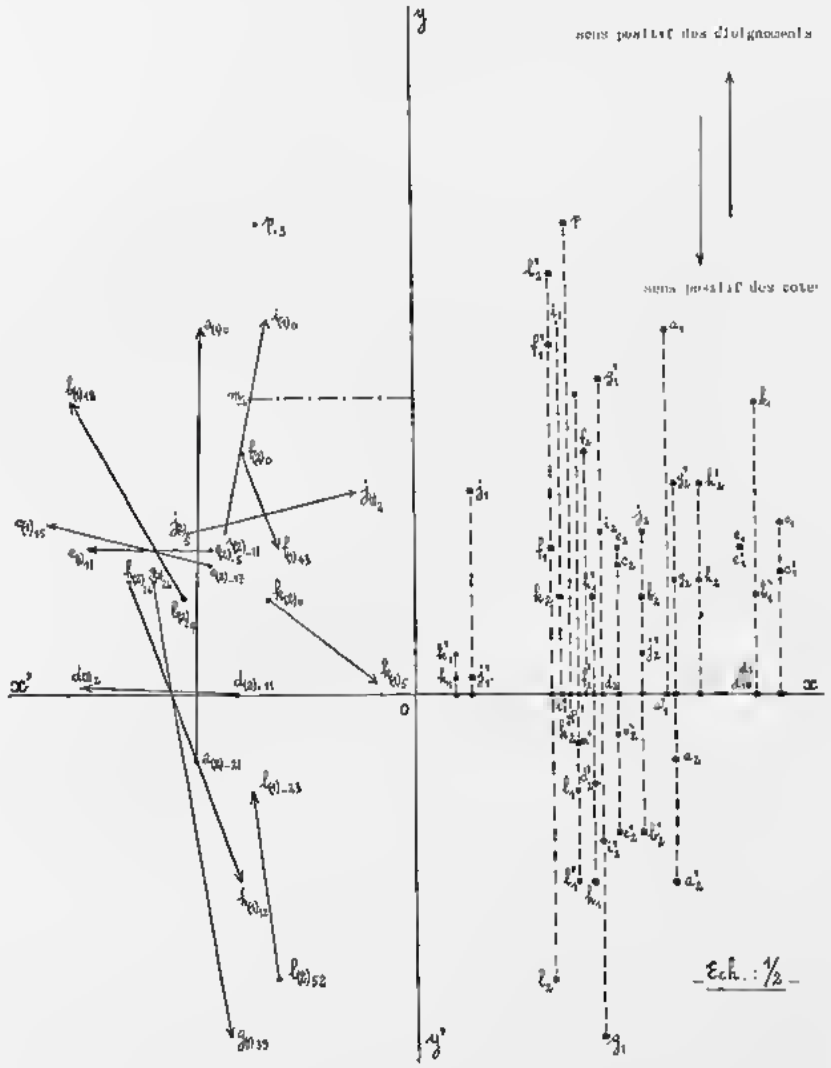


FIG. 54. — *Double épure des points d'insertion fixes et mobiles et des vecteurs-forces élémentaires chez les Carnivores.*

Diagramme de synthèse figurant le type moyen. $x'x$, ligne de terre ; $y'y$, trace, sur le plan de comparaison, du plan sagittal médian ; O, point d'origine du système de référence, intersection des trois axes de coordonnées (O représente également l'épure de l'axe des cotes, $\overrightarrow{z'z}$, puisque cet axe est de bout). A gauche de l'axe des ordonnées, les épures ont été construites suivant les principes de la Géométrie cotée; chaque vecteur-force, projeté orthogonalement, est figuré par un segment orienté dont le point d'origine correspond à l'épnre de l'insertion mandibulaire et la terminaison (indiquée par une flèche) à celle de l'attache fixe (cranio-faciale) ; les épures des origines et terminaisons sont affectées de leurs cotes (échelle millimétrique). Plus la différence entre la cote du point origine et celle de la terminaison d'un faisceau élémentaire est grande, plus son aptitude à élever ou abaisser la mandibule est importante. Plus l'angle formé par l'épure d'un vecteur-force et l'axe $\overrightarrow{x'x}$ est grand, plus l'aptitude du faisceau musculaire à tirer la mandibule vers l'avant ou vers l'arrière est importante. Enfin, plus l'angle formé par l'épure d'un vecteur-force avec l'axe $\overrightarrow{y'y}$, est élevé, plus l'aptitude du faisceau musculaire à solliciter la mandibule en dehors ou en dedans est importante. A droite de l'axe des ordonnées, les épures ont été construites suivant les principes de la Géométrie descriptive de Monge. Chaque point d'insertion (fixe ou mobile) est caractérisé par sa cote et son éloignement (échelle millimétrique × ½). On a intérêt à conjuguer les deux méthodes de projections planaire et bi-planaire ; en effet, la Géométrie cotée donne les épures les plus simples pour les vecteurs-forces élémentaires tandis que la Géométrie de Monge fournit la représentation la plus suggestive pour les insertions musculaires. Le diagramme ci-dessus représentant schématiquement l'organisation de la musculature masticatrice des Carnivores, pourra être confronté avec des diagrammes établis suivant les mêmes principes et figurant l'organisation de la musculature masticatrice chez les autres Mammifères.

Source : MNHN, Paris

eux-mêmes suscite le déplacement relatif des insertions proximale et distale. Plusieurs éventualités sont à distinguer, qui entraînent des conséquences fonctionnelles différentes. Le faisceau musculaire peut, tout d'abord, migrer de telle manière que le veeteur-force qui le représente demeure équipollent à lui-même. Ce dernier n'est plus lié à un support ; il n'est cependant pas absolument libre puisqu'il continue d'appartenir à un sous-ensemble vectoriel défini : celui des vecteurs parallèles à un axe donné. Les faisceaux antérieurs et pré-angulaires du *masseter superficialis*, *lamina prima* montrent ce genre de variations. Chez les Félidés, par exemple, par suite de l'extension de l'aponévrose massétérine superficielle sur le maxillaire, les faisceaux charnus s'éloignent davantage de l'axe de rotation que chez les Canidés. En revanche, chez les Ursidés et les Ailurinés, on observe un recul relatif du bord antérieur du masséter dont l'attache se limite pratiquement au bord inférieur du malaire. De telles modifications n'affectent ni l'intensité, ni la direction de la force développée par le faisceau musculaire. Elles changent néanmoins la valeur de son moment par rapport à l'axe bi-condylien. Chez les Félidés, pour une même intensité de la force déployée, l'aptitude des faisceaux antérieurs et pré-angulaires du masséter superficiel à faire tourner la mandibule autour de l'axe de rotation devient plus grande que chez les Canidés. Elle est, par contre, moindre chez les Ursidés et les Ailurinés.

Dans la majorité des cas, les rapports ostéo-musculaires et l'orientation des fibres varient conjointement. Les vecteurs-forces, devenus libres, ne sont plus assujettis à une direction et ne demeurent pas équipollents à eux-mêmes. Cela se produit quand l'une des attaches migre, l'autre restant fixe, ou bien lorsque l'origine et la terminaison se déplacent inégalement. Ainsi, l'insertion fixe des faisceaux superficiels du ptérygoïdien médial demeure relativement stable dans l'ensemble des Carnivores et répond toujours à la lame naso-pharyngienne. Par contre, leur attache mobile subit d'importantes fluctuations. Chez les Mustélidés, les Ursidés et les Procyonidés l'insertion mandibulaire est beaucoup plus proche de l'insertion cranienne que chez les Canidés. Corrélativement, les fibres ptérygoïdiennes se portent plus franchement de dehors en dedans chez les premiers. Tandis que chez les Canidés les faisceaux ptérygoïdiens apparaissent comme essentiellement élévateurs, ils deviennent plus spécialement aptes à attirer la mandibule en dedans chez les Ursidés, les Mustélidés ou les Procyonidés.

Les variations de direction affectant le digastrique sont également fort intéressantes à examiner. L'attache sur l'apophyse paroccipitale demeure très constante dans l'ensemble des Carnivores ; mais l'insertion mandibulaire occupe, suivant les espèces considérées, une situation extrêmement variable. Chez le Chien, par exemple, elle est beaucoup plus antérieure que chez l'Otocyon ; dans ces deux cas, les lignes d'action forment un angle moyen de 35°. Au cours de l'abaissement mandibulaire, de ce seul fait, le digastrique agira bien moins efficacement chez l'Otocyon que chez le Chien domestique, pour une même intensité de contraction.

De même, chez les Canidés, la résultante des forces développées par la *pars temporalis* est appliquée sur l'apophyse coronoïde et dirigée obliquement vers le haut et l'arrière. Elle devient horizontale chez de nombreux Viverridés et Mustélidés. Dans le premier cas, la *pars temporalis* n'agit pas perpendiculairement au rayon joignant le centre condylien au sommet coronoïdien. Elle devient normale à ce rayon dans le second cas, ce qui accroît sensiblement son efficacité en lui permettant de mouvoir le levier mandibulaire avec un moment optimal.

3° VARIATIONS AFFECTANT LA FORME ET LA RÉPARTITION DES FASCICULES ENTRANT DANS LA CONSTITUTION DES CHEFS MUSCULAIRES ÉLÉMENTAIRES.

Au même titre que les muscles, les faisceaux élémentaires peuvent se subdiviser en unités d'ordre inférieur, par complication de leur armature aponévrotique ou par enroulement de leurs fibres constitutives. Le plus bel exemple de ce genre de remaniement est fourni par le *masseter superficialis* dont les diagrammes ci-après détaillent l'architecture complexe. La subdivision de ce chef en fascicules s'accompagne d'une nette diversification de ses modalités de contraction. Chaque sous-unité acquérant une certaine autonomie, le jeu du faisceau devient beaucoup plus subtil et varié, par combinaison d'un nombre élevé d'actions synergiques. En outre, plus le trajet hélicé des fibres de la *pars reflexa* s'accuse, plus le masséter superficiel devient apte à solliciter la mandibule ectalement, en même temps qu'il l'élève. Le mouvement hélicoïde n'apparaît donc plus, dans ce cas particulier, comme le résultat de l'action simultanée de chefs de rotation et de translation distincts, mais comme la conséquence immédiate de la contraction de fibres hélicées capables de susciter d'emblée un mouvement complexe.

* * *

Source : MNHN, Paris

D'après l'analyse des variations musculaires précédentes, il est possible de subdiviser le masséter, le ptérygoïdien médial et, dans une certaine mesure, le temporal, en trois parties : superficielle, intermédiaire et profonde. Dans chacun de ces trois muscles, les faisceaux externes appartiennent à la catégorie des « muscles de souplesse » ou « muscles d'ajustement ». Par contre, les chefs internes se présentent essentiellement comme des « muscles de puissance ». Les couches moyennes possèdent des propriétés intermédiaires. Ainsi, la portion superficielle du masséter intervient surtout dans l'accomplissement des mouvements mandibulaires d'accommodation, tandis que la portion profonde entre en jeu

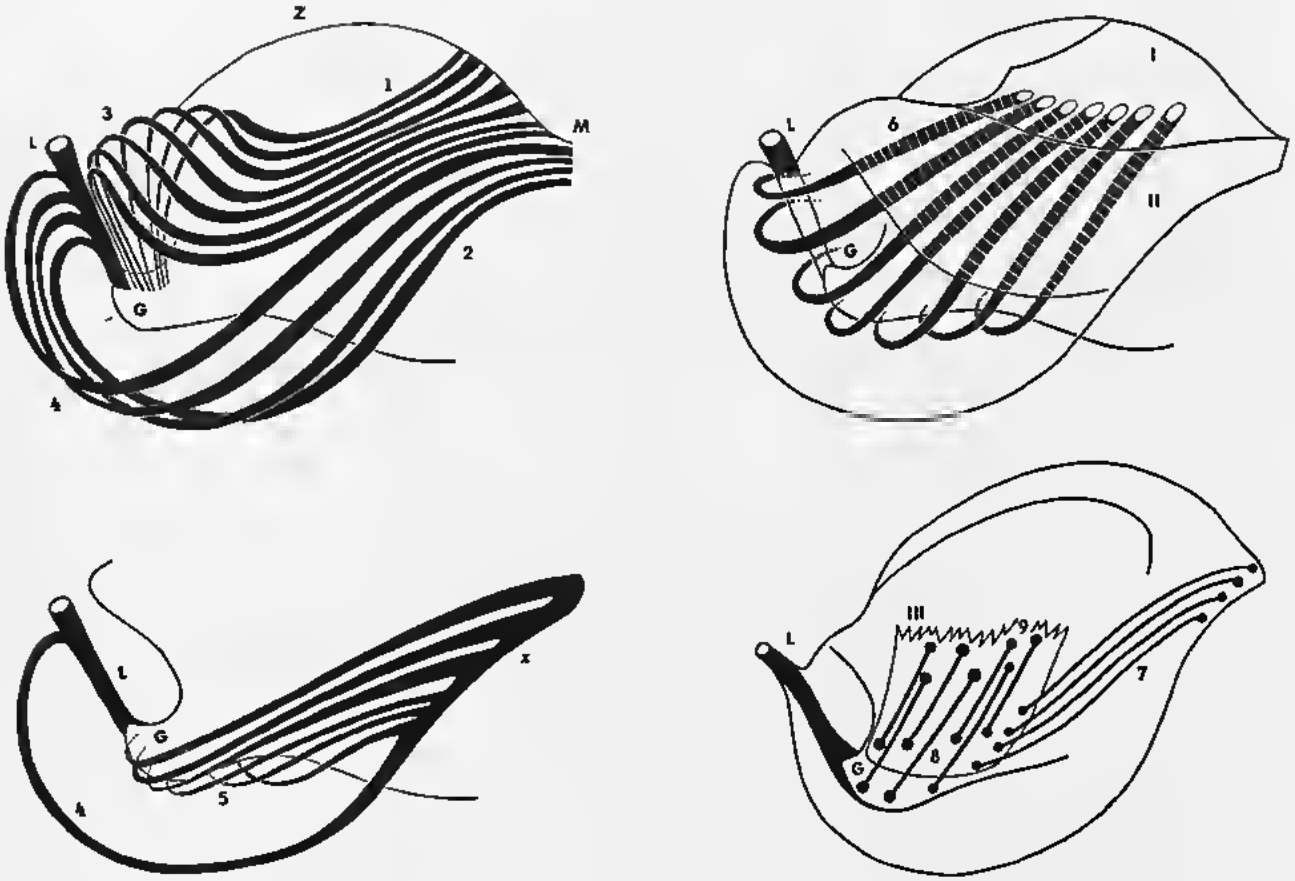


FIG. 55. — *Organisation architecturale du masseter superficialis, lamina prima, des Carnivores.*

En haut et à gauche : fascicules superficiels. En haut et à droite : fascicules moyens postéro-supérieurs. En bas et à gauche : fascicules moyens antérieurs. En bas et à droite : fascicules profonds.

1 : fibres superficielles supéro-antérieures aboutissant, après réflexion en 3 à l'arrête supéro-externe du *processus angularis mandibulae*. 2 : fibres antérieures aboutissant, après réflexion en 4, au *ligamentum meato-angulare* (L). (G, gonion ; M, maxillaire ; Z, arcade zygomatique). 5 : fibres pré-angulaires nées du tendon de Zlabek (*z*) et se réfléchissant autour du bord inférieur de la branche montante. 6 : fibres nées de la face interne de la lame supérieure de l'aponévrose massétérine superficielle (I) et se réfléchissant autour du bord inférieur de la branche montante. 7 : fibres nées de la réflexion du tendon de Zlabek et se terminant sur l'aponévrose moyenne inférieure (III). 8 : fibres nées de la face interne de la lame inférieure de l'aponévrose superficielle (II) et se terminant sur la région pré-angulaire. 9 : fibres reliant la lame inférieure de l'aponévrose superficielle à l'aponévrose moyenne inférieure.

dans les mouvements rapides ou nécessitant une grande dépense d'énergie. Du point de vue statique, la portion superficielle assure les rapports d'articulé dentaire, relations de frottement et glissement en état d'occlusion excentrée variant en fonction du temps, de la consistance et de la résistance du corps alimentaire. La portion profonde provoque l'engrènement serré des arcades antagonistes. Du point de vue cinématique, le chef interne représente à la fois l'élément moteur principal dans la rotation axiale bi-condylienne et le hauban de contention assurant la solidité de la diarthrose temporo-mandibulaire. Le masséter superficiel intervient surtout dans l'accomplissement des mouvements hélicoïdaux. Du point de vue dynamique enfin, le masséter superficiel est susceptible de développer des efforts très variables en intensité, pouvant parfois devenir minimes. L'action du masséter profond n'est certaine-

Source : MNHN, Paris

ment pas aussi mesurée et semble généralement, d'emblée, assez importante. L'énergie produite par ce faisceau peut néanmoins être utilisée de deux manières différentes. Lorsque la trajectoire mandibulaire est réduite, par suite de l'interposition d'un corps alimentaire résistant entre les arcades dentaires, il y a compression ou cisaillement de ce dernier ; lorsque le mouvement est ample et rapide (lors de la morsure, par exemple), l'énergie se dissipe sur une surface très restreinte ce qui entraîne la rupture par choc, la perforation ou la section.

Ces observations relatives au masséter valent également pour le ptérygoïdien médial et pour le temporal.

D — PROBLÈMES GÉNÉRAUX POSÉS PAR LA MASTICATION DES MAMMIFÈRES.

La Myologie et la Bio-mécanique apparaissent d'un grand intérêt dans l'étude de l'appareil masticateur et de la mastication des Fissipèdes chez lesquels l'organisation musculaire, tout en obéissant à un plan commun très caractéristique de l'Ordre, présente une diversité d'aspects telle que chaque forme se distingue aisément des formes voisines et que, de plus, à chaque modalité de mastication répondent des variations musculaires définies.

Mais l'analyse de la musculature masticatrice et de la cinématique mandibulaire offrent la possibilité de dépasser le cadre des Carnivores, car elle laisse entrevoir les propriétés fondamentales du système manducateur mammalien. En imposant la confrontation des dispositifs anatomiques et des phénomènes physiologiques, elle oblige à reconsidérer complètement les explications relatives à la fonction masticatrice des Mammifères.

Nous sommes ainsi amené, après avoir tiré les conclusions concernant spécialement des Carnivores, à aborder les problèmes dans leur plus grande généralité, c'est-à-dire à l'échelle du « taxon » mammalien.

On reconnaît habituellement à l'appareil masticateur trois constituants principaux sur lesquels se concentrent la plupart des recherches et discussions : les arcades dentaires, la charpente osseuse (dont l'élément le plus étudié est la mandibule), et l'articulation temporo-mandibulaire (dont on ne retient le plus souvent que les pièces squelettiques). Avec constance, les anatomistes ont affirmé la solidarité de ces constituants, ainsi d'ailleurs que celle des fonctions qu'ils assument.

Cuvier, dans la première édition de ses « Recherches sur les ossements fossiles » (1812), n'a pas hésité à écrire : « La forme de la dent implique le condyle comme l'équation d'une courbe implique ses propriétés. »

Depuis, les interprétations des auteurs n'ont pratiquement pas changé quant au fond. Dans le même esprit, Anthony (1936) rapporta les grands traits morphologiques des faces occlusales des dents aux mouvements préférentiels exécutés au moment de la calcification dentaire. Bourdelle, Bennejeant et Wicart (1937) exprimèrent des idées voisines en étendant le système de relations fondé sur la Morphologie et la Cinématique à la composition des régimes alimentaires. Ackermann (1953) fut tout aussi catégorique que Cuvier et affirma : « l'étroite relation entre la fonction habituelle de la mastication et la forme des dents, des condyles et des cavités glénoïdes. » Mais c'est sans doute Friant (1953) qui exposa avec le plus de force cette conception qui inspire depuis des décennies la plupart de ceux qui, en Zoologie ou en Paléontologie, abordèrent le problème des types morphologiques dentaires spécialisés et des modalités de mastication : « Il existe, chez les Mammifères, une corrélation étroite, signalée déjà par Aristote, entre la morphologie de l'articulation temporo-mandibulaire et la dentition (elle-même en rapport avec le régime alimentaire). La mandibule peut toujours effectuer des mouvements plus ou moins étendus dans le sens vertical. Mais, dans le plan horizontal, ces mouvements que l'on peut réduire à des mouvements antéro-postérieurs et à des mouvements de latéralité, varient avec le groupe considéré. » Poussé à l'extrême, ce raisonnement conduit à distinguer quatre modalités principales de mastication (et par suite quatre types d'appareils masticateurs) chez les Mammifères : trois modalités hautement spécialisées rencontrées chez les Carnivores, les Rongeurs et les Ruminants, et une modalité synthétique dont la mastication des Primates supérieurs figurerait la forme la plus parfaite, l'Homme présentant « les mouvements mandibulaires les plus complets par suite de son régime omnivore » (Devin, 1962, cité par Saban, 1968).

Pour étayer sa thèse, Friant avance les arguments suivants : « Chez l'Homme, le condyle maxillaire est légèrement convexe et la cavité glénoïde du temporal, légèrement concave ; des mouvements du maxillaire sont possibles, à la fois, dans le sens antéro-postérieur et dans le sens de la latéralité. Chez les Rongeurs, le condyle, en forme d'olive à grand axe longitudinal, glisse dans la cavité glénoïde, qui affecte

Source : MNHN, Paris

l'aspect d'une rainure antéro-postérieure. Le maxillaire ne peut se mouvoir que dans le sens antéro-postérieur. Chez les Ruminants, le condyle maxillaire est une bande transversale concave qui glisse sur une surface glénoïde convexe dans le sens transversal, de sorte que les mouvements ne peuvent être que latéraux. En ce qui concerne les Carnassiers : chez les Canidés, le condyle présente la forme d'une portion de cylindre transversal ; il se meut dans une cavité glénoïde affectant l'aspect d'un cylindre creux, également transversal. Aucun mouvement n'est possible dans le plan horizontal, mais l'animal peut ouvrir largement la bouche dans le sens vertical. Chez les Félidés, plus adaptés encore que les Canidés au régime carnivore, le condyle présente la forme d'une portion de cône transversal à base dirigée du côté mésial. Il se meut dans une cavité glénoïde concave et conique, disposée dans le même sens que lui. Plus encore que chez les Canidés, les mouvements de la mâchoire inférieure ne peuvent être que verticaux. »

Cette conception, qui a le mérite de la clarté et de la simplicité, a depuis longtemps été admise comme évidente, cela d'autant plus facilement qu'elle n'a jamais été soumise à l'épreuve des faits ou de l'expérience.

Cependant, quel que soit le Mammifère que l'on considère, les organes qui concourent à la mastication, tout en entretenant entre eux d'incontestables rapports de convenance, n'en conservent pas moins une certaine autonomie. Ce n'est qu'en schématisant abusivement les dispositifs anatomiques et le mécanisme des mâchoires qu'on a pu affirmer l'existence de relations aussi étroites. La nature, et surtout le degré des liaisons en cause, ainsi que la multiplicité des facteurs agissants et le caractère interférentiel de leurs résultantes, ne paraissent pas avoir été suffisamment pris en considération.

Se refusant d'admettre le système de relations rigides acceptée par la majorité des anatomistes et physiologistes, quelques auteurs en sont arrivés à adopter un point de vue contraire. Ainsi, CAUHÉPÉ (1950) est allé jusqu'à affirmer : « l'indépendance des pièces de l'appareil masticateur » sur les plans embryologique, phylogénique, génétique, ontogénique et pathologique. L'idée fondamentale de cette thèse est la suivante : « L'appareil masticateur est constitué de pièces disparates qui se sont adaptées au cours de l'évolution en vue d'assurer chez les Vertébrés une fonction nouvelle, et, malgré leur étroite intrication ces pièces gardent leur indépendance originelle. Chacune conserve son autonomie et ses particularités qui la rendent sensible à des influences propres. »

Nous ne partageons pas plus cette conception que la précédente et tenons l'indépendance des constituants de l'appareil masticateur pour une vue de l'esprit. Entre les deux interprétations antithétiques ci-dessus n'existe aucun compromis possible. Essayer de choisir entre ces hypothèses irréductibles revient, en définitive, à se laisser emprisonner dans un dilemme [1]. La prise en considération des mouvements mandibulaires et des effecteurs de mouvements permet d'y échapper. Cela justifie la place privilégiée que nous avons accordée à la Myologie, à la Syndesmologie et à la Bio-mécanique.

En effet, toute recherche relative à l'appareil masticateur qui néglige la Myologie est infirme et conduit fatalement à l'affirmation (ou à la négation, ce qui revient au même) de relations bi-univoques entre les propriétés de certains organes arbitrairement choisies. En réalité, l'établissement de parallèles entre caractères groupés deux par deux (gabarits dentaires et diarthroses temporo-mandibulaires ; schémas museulaires et mouvements de la mâchoire inférieure; types d'occlusion et régimes alimentaires etc.) représente toujours une défaillance méthodologique. La nature plurifactorielle et interférentielle des phénomènes rend suspecte toute correspondance rigide entre les propriétés de l'un quelconque des éléments de l'appareil masticateur arbitrairement choisi et celles d'un autre constituant isolé de ce même appareil.

La contraction des muscles est une réponse à l'influx nerveux. Chaque faisceau musculaire, par la mise en jeu d'unités-motrices successives, ainsi que par la variation de fréquence des secousses unitaires, dose lui-même l'intensité de sa tension. De plus, de nombreux dispositifs, véritables rupteurs de force, conjuguent leurs effets et influencent considérablement les déplacements dans leur forme et leur amplitude, de même que les contractions dans leur intensité. Les enveloppes conjonctives — endomysium et périmysium — les aponévroses de constitution, les tendons réfléchis etc., fondent en une contraction globale et continue les secousses des divers myones et fascicules. Au cours de la mastication, les fibres musculaires rapprochent les lamelles tendineuses antagonistes, tandis que les aponévroses en dents de scie s'écartent ou se resserrent à la faveur des profondes fissures qui les découpent. Chaque lame tendineuse donne insertion à un pinceau charnu qui s'implante à son extrémité opposée dans le dièdre délimité par deux autres feuillets aponévrotiques. L'armature intra-musculaire des muscles masticateurs comprend donc plusieurs systèmes antagonistes qui s'interpénètrent par interdigitation (dispositif en « chicane »). Au cours de la mastication, les tendons mobiles (d'insertion mandibulaire)

1. Il s'agit, en effet, d'un dilemme et nullement d'une alternative.

Source : MNHN, Paris

se rapprochent ou s'éloignent des tendons fixes ancrés sur le crâne et le massif facial. Une telle organisation fait ressortir l'importance capitale du jeu différentiel des faisceaux musculo-aponévrotiques élémentaires et, par suite, la finesse extrême des actes de la mastication.

Il est, dans ces conditions, impossible de considérer les muscles masticateurs comme des masses contractiles homogènes et isotropes dans lesquelles chaque point produirait (ou subirait) les mêmes forces que les points voisins.

L'analyse de l'occlusion et de l'articulé dentaires conduit aux mêmes conclusions. En effet, contrairement à tous les autres leviers ostéo-articulaires, notamment les segments des membres, la mandibule n'est pas simplement dirigée par les articulations ; les propriétés des diarthroses temporo-mandibulaires et de la symphyse ne peuvent être analysées isolément ; la prise en considération des connexions dentaires s'impose. Au cours de la mastication, les articulations temporo-mandibulaires interdisent, chez les Carnivores, tout mouvement palinal ou propalinal. Les déplacements de la mâchoire inférieure accomplis pendant la lacération ou le broiement des aliments, résultent du jeu combiné des diarthroses, de la symphyse et des dents. A cet égard, les cuspides jouent le rôle principal, le glissement de la mandibule dans certaines directions déterminées résultant surtout de leur engrènement.

En définitive, les problèmes soulevés par la cinématique mandibulaire semblent beaucoup plus difficiles qu'on ne l'imagine d'ordinaire. Nous devons admettre, d'une part, que des corrélations existent entre les divers constituants de l'appareils masticateur, d'autre part, que leur nature et leur degré nous échappent presque totalement. Les rapports existant entre deux facteurs arbitrairement choisis, ne doivent donc pas être tenus pour des liens de causalité (qui traduiraient une stricte conformité); il ne correspondent en fait qu'à des liaisons à degrés variables, allant de la concomittance à l'exclusion en passant, suivant les types d'appareils masticateurs ou les modalités de mastication envisagés, par divers paliers de dépendance.

L'appareil manducateur mammalien doit être considéré comme un ensemble dont les parties « tiennent les unes aux autres » sans pour autant se marier deux à deux ; tout isolement d'un constituant est artificiel ; toute comparaison entre deux éléments choisis au hasard a de grandes chances de devenir rapidement stérile.

Les conclusions précédentes invitent à réexaminer plusieurs conceptions, tant sur le plan pratique que sur le plan théorique.

Du point de vue clinique, par exemple, après intervention chirurgicale sur les articulations temporo-mandibulaires, le facteur principal de récupération fonctionnelle est la rééducation *active* (la « gymnastique » mandibulaire). Cette kinésithérapie, pour atteindre pleinement son but, doit être pratiquée chez un patient dont on a restauré parfaitement les arcades dentaires. Dans le cas très significatif de l'ankylose temporo-mandibulaire congénitale, l'important n'est ni de réséquer parcimonieusement le bloc d'ankylose, ni de reconstituer la mandibule en respectant scrupuleusement les indices et canons anthropométriques. L'essentiel est de faire travailler la musculature masticatrice dans les meilleures conditions fonctionnelles. La rééducation de l'appareil neuro-musculaire doit, par conséquent, se faire à partir de l'articulé dentaire et non point des diarthroses opérées. On mesure ainsi l'intérêt de la technique chirurgicale mise au point par Cernéa et Crépy (1964). Ces auteurs acceptent de réséquer largement le bloc d'ankylose ; le sacrifice osseux peut être énorme puisque, dans les cas de récidives graves, la branche montante est presque complètement enlevée et remplacée par un néo-condyle en résine acrylique dont les dimensions sont sans commune mesure avec celles du bloc osseux qu'il supplée. En dépit des profondes modifications entraînées par une telle opération, la rééducation active permet au malade, dès le troisième jour, de mobiliser amplement la mâchoire inférieure, puis d'accomplir des mouvements alternatifs de rotation axiale, pour enfin effectuer des mouvements complexes de circumduction, de diduction et de propulsion permettant la mastication. Ces résultats montrent bien que les fonctions de l'appareil neuro-musculaire sont fortement conditionnées par l'articulé et l'occlusion dentaires. Le rôle attribué habituellement aux articulations des mâchoires paraît donc très exagéré.

D'un point de vue théorique très général, la prise en considération du rôle capital de l'occlusion et de l'articulé dentaires, aidera sans doute à résoudre le problème difficile de la formation de l'articulation de type squamoso-dentaire. Certains biologistes ont exprimé à ce sujet des idées qu'il nous paraît bien difficile d'admettre. Guyénot affirma par exemple : « L'acquisition de la nouvelle articulation squamoso-dentaire n'a pu être que brusque. Les premiers Mammifères... ne pouvaient attendre, pendant des centaines de générations, que leur articulation se soit lentement constituée... voilà une première discontinuité. Il est également difficile d'imaginer qu'ils aient pu rester sourds pendant de nombreuses générations... ici encore la variation a dû être brusque... discontinuité. » Un certain nombre de faits

Source : MNHN, Paris

s'accordent mal avec cette interprétation. Le fœtus des Euthériens et le nouveau-né des Marsupiaux, par exemple, présentent une articulation double, dispositif faisant ainsi la transition entre l'articulation reptilienne de type quadrato-articulaire et l'articulation mammalienne de type squamoso-dentaire. De plus, en cent millions d'années, des Reptiles Pélycosaures du Permien aux Mammifères du Jurassique, plusieurs genres affirmant d'incontestables « tendances mammaliennes » furent dotées d'une articulation tenant à la fois des types reptilien et mammalien. *Diarthrognathus* (Ictidosaurien du Trias supérieur) et *Oligokyphus* (Trytilodonte du Lias), ainsi que divers Triconodontes et Docodontes, représentent les exemples déjà célèbres de ces formes intermédiaires bi-articulées, disons de transition. Remarquons enfin que la conception de l'acquisition brusque implique le rejet de la théorie de Reichert-Gaupp, ce qui paraît bien difficile à accepter.

Mais on pourra évidemment objecter que les faits rappelés ci-dessus, en raison de leur petit nombre et de leur disparité, possèdent une valeur explicative très faible.

Nous opposerons à cela un argument d'ordre anatomo-physiologique : la conception de la transformation abrupte, par discontinuité, repose sur un découpage de l'appareil masticateur conduisant à l'isolement de l'articulation des mâchoires. Si nous replaçons la jointure dans son contexte intégral, nous voyons qu'elle a très bien pu s'accomoder de remaniements *progressifs*. En effet, il est fort possible que les profondes transformations liées au passage du plan arthrologique reptilien au plan mammalien aient été largement facilitées — sinon permises — par la suppléance assurée par les arcades dentaires, ces dernières ayant préalablement ou conjointement transformé leur système de connexions par glissement et par intercuspidation, bref, leurs rapports occluso-articulés. Peut-être, parallèlement, la musculature masticatrice acquéra-t-elle aussi progressivement l'architecture complexe, caractéristique des Mammifères, qui fait des muscles masticateurs et sus-hyoïdiens, non seulement des moteurs mandibulaires mais également de véritables « ligaments actifs ».

Nous mesurons ainsi, tant sur le plan des applications pratiques que sur le plan théorique, le sens profond des recherches myologiques, arthrologiques et bio-mécaniques qui n'ajoutent pas simplement à notre connaissance de l'appareil masticateur, mais conduisent à une interprétation des propriétés des divers constituants de cet appareil, radicalement différente de celle proposée jusqu'à présent par les anatomistes et les physiologistes qui ont restreint leurs recherches à l'Odontologie et à l'Ostéologie.

0 564012 6

13Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

Ackermann F. (1953). Le mécanisme des mâchoires (naturelles et artificielles). *Masson éd.*, Paris, 819 p.

Ackermann F. (1959). La biostatique des prothèses complètes avec implants métalliques sous-périostés. *Actualités Odonto-Stomatol.*, nº 46, pp. 135-145.

Ackermann F. (1964). Occlusodontologie et Occlusodontie. *Rev .franç. Odonto-stomatol.*, Vol. 11, pp. 1061-1153.

Allen C.E.L. (1948). Muscle action potentials used in the study of dynamic anatomy. *Brit. Journ. phys. med. Hyg.*, t. 11, pp. 66-73.

Allen F.W. (1923). Muscular influence in relation to prosthesis with exercises to develop and restore physiological muscle function. *Journ. Amer. Dent. Ass.*, t. X, pp. 402-418.

Allen H. (1880). On the temporal and masseter muscles of mammals. *Proc. Acad. Natur. Sci. Philad.*, pp. 385-396.

Allen J.A. (1880). History of North American Pinnipeds. *U.S. geol. and geogr. Surv.*, Misc. Puhl., Nº 12, pp. 1-785.

Allen J.A. (1902). The Hair Seals (*Phocidae*) of the North Pacific Ocean and Bering Sea. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, Vol. 16, pp. 459-499.

Allen J.A. (1924). Carnivora collected by the American Museum, Congo Expedition. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 47, pp. 73-281.

Alix E. (1876). Mémoire sur la myologie du Putois. *Putorius communis. Journ. Zool.*, Vol. 5, nº 2, pp. 152-188.

Amprino R. (1938). La struttura delle ossa dell'uomo sostratte alle sollicitazioni meccaniche. *Arch. fur Entwicklungsmech. der. Organismen.*, pp. 305-322.

Amprino R. (1946). Fattori che regolano il rimaneggiamento strutturale delle ossa. *Arch. di. Ssci. biol.*, pp. 208-224.

Amprino R. (1947). La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Arch. Biol.*, pp. 315-330.

Amprino R. et Cattaneo R. (1937). Il suhstrato istologico delle varie modalità di inserzioni tendinee alle ossa nell'uomo. *Zeitschr. f. Anat. U. Entwicklungsgesch.*, Vol. 107, pp. 680-705.

Anderson D.J. (1953). A method of recording masticatory loads. *Journ. Dent. Res. St-Louis*, Vol. 32, nº 6, p. 784.

Anderson D.J. (1955). The physiology of mastication. *Dent. Practicionner.*, nº 11, pp. 382-394.

Anderson D.J. (1956). Measurement of stress in mastication. *Jour. Dent. Res. St-Louis*, Vol. 35, nº 5, pp. 664 et p. 671.

Andrews C.W. (1914). On the lower Miocene Vertebrates from British East Africa. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, Vol. 70, pp. 163-186.

Angot M. (1954). Observations sur les mammifères marins de l'Archipel des Kerguélen. *Mammalia*, Vol. 18, pp. 1-111.

Anthony J. (1961). Anatomie Dentaire Comparée. *Hermant éd.* Paris, 119 p.

Anthony R. (1898). Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. Thèse Doc. Méd. *Doin éd.* Paris, pp. 194-228.

Anthony R. (1903). De l'action morphogénique des muscles crotaphytes sur le crâne et le cerveau des Carnassiers et des Primates. *C.R. Acad. Sci.* Paris, Vol. 137, pp. 881-883.

Anthony R. (1923). Le déterminisme et l'adaptation morphologique en Biologie animale. *Doin éd.* Paris, 374 p.

Anthony R. et Friant M. (1936). L'évolution de la molaire chez les Mammifères placentaires à partir du déhut des temps tertiaires. *Hermann éd.* Paris. *Act. Scientif. et Indust.*, nº 273, 81 p.

Arnoux M. (1965). Étude du nerf trijumeau dans la série des Mammifères. Thèse Sc. 3e cycle. Fac. Sc. Paris, 107 p.

Atkinson H.F. et Shepherd R.W. (1955). A preliminary report of investigations into mandibular movement. *Australian Journ. of dentistry*, pp. 267-270.

Avis V. (1961). The significance of the angle of the mandible : an experimental and comparative study. *Amer. Journ. Phys. Anthrop.*, Vol. 19, Fasc. 1, pp. 55-61.

Source : MNHN, Paris

BAKER L.W. (1922). The influence of the forces of occlusion on the development of the bones of the skull. *Intern. Journ. Orthodontia*, Vol. VIII, pp. 259-281.

BANNIKOV A.G. (1964). Biologie du Chien Viverrin en U.R.S.S. (traduit du russe par P. PFEFFER). *Mammalia*, Vol. 28, pp. 1-39.

BARABASH-NIKIFOROV (1935). The Sea Otters of the Commander Islands. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 16, nº 4, pp. 255-263.

BARDENFLETH K.S. (1913). On the systematic position of *Ailuropodus melanoleucus*. *Mindeskr. f. Japetus Steenstrup*, art. 17, pp. 1-15.

BARONE R. (1966). Anatomie Comparée des Mammifères domestiques, t. I : Ostéologie. *Lab. Anat. École Nat. Vét. Lyon*, 811 p.

BARONE R. (1966). La myologie du Lion *Panthera leo*. *Mammalia*, Vol. 31, nº 3, pp. 459-514.

BARONE R. (1968). Anatomie Comparée des Mammifères domestiques, t. II : Arthrologie et Myologie. *Lab. Anat. École Nat. Vét. Lyon*, 1066 p.

BARONE R. et GUELFI J. (1966). Les images radiologiques normales de la tête chez le chien. *Cahiers de Méd. Vétérinaire*, Vol. 35, nº 3, pp. 133-146.

BARROS-ERHART M. (1943). Anotaçoes crâniologicas. Incidencia do « Os Preinter-parietale » en crânios de *Canis familiaris*. Rev. *Sud-Americana de Morfologia*, Vol. 1, nº 2, pp. 1-15.

BASMAJIAN J.V. (1967). Muscles alive their functions revealed by electromyography. *Williams et Wilkins éd.*, Baltimore, 421 p.

BAZETT et PENFIELD (1922). A study of the Sherrington decerebrate animal in the chronic as well as the acute condition. *Brain*, Vol. XLV, pp. 185-264.

BEAUFRÈRE J. (1946). Contribution à l'étude des glances salivaires des Carnivores. Thèse Doct. Vét., *Éc. Nat. Vét.*, M.-Alfort, 70 p.

BECHT G. (1953). Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some Mammals. *Kon. Nederl. Akad. Wetensch. Proc.*, Ser. C, Vol. 56, pp. 508-527.

BEDDARD F.E. (1895). On the visceral and muscular anatomy of *Cryptoprocta ferox*. *Proc. Zool. Sol.*, London pp. 430-437.

BEDDARD F.E. (1900). On the anatomy of *Massaricyon alleni*. *Proc. Zool. Soc.*, London, pp. 661-675.

BEEVOR et HORSLEY (1890). A record of the results obtained by electrical exictation of the so-called motor cortex and internal capsule in an orang-outang. *Philos. Transactions Roy. Soc.*, London, Vol. CLXXXI, Fasc. B, pp. 129-158.

BENJAMIN O.J. et GASC J.P. (1966). Sur une technique d'injection vasculaire permettant à la fois l'ohservation radiographique et la corrosion. *Bull. Mus. Nat. Hist.*, Ser. 2, Vol. 35, pp. 412-414.

BENNETT M.G. (1908). A contribution to the study of the movement of the mandible. *Proc. Roy. Soc. Med.* (*Sect. Odontology*), pp. 79-95.

BENNETT M.G. (1924). Movements of the mandible in relation to prosthetic. *Brit. Dent. Journ*, pp. 80-92.

BERRY H.N. et HOFFMANN F.A. (1955). Cineradiographic observations of temporo-mandibular joint function. *Journ. of prosthetic dentistry*, nº 9, pp. 21-33.

BERTELLI D. (1889). Il musculo temporale superficiale. *Atti della Soc. Toscana di Scienze Naturali Resident in Pisa*. Vol. X, pp. 104-110.

BIJVOET W.F. (1908). Zur vergleichenden Morphologie des *Musculus digastricus mandibulae* hei den Saugtieren. *Ztschr. Morph. u. Anthrop.*, Vol. 11, pp. 249-316.

BLACK G.T. (1895). The force exerted in the closure of the jaws. *Dental Cosmos*, Vol. XXXIII, pp. 469-484.

BLUNTSCHLI H. et SCHREIBER H. (1929). Uber die Kaumuskulatur. Die Fortschritte der Zahnheilkunde. Anatomie. *G. Thieme éd.*, Leipzig, pp. 1-32.

BOAS J. et PAULLI S. (1908). Uher den allgemeinen Plan der Gesichtsmukulatur der Saugetiere. *Anat. Anz.*, Vol. 33, pp. 497-512.

BOOS R.H. (1956). Physiologic denture technique. *Journ. Pros. Dent.*, nº 6, pp. 726-740.

BOULE M. (1901). *Machairodus* européens. *Bull. Soc. Géol. France*, Vol. 1, pp. 551-573.

BOULE M. (1903). Le *Pachyaena* de Vaugirard. *Mém. Soc. Géol. France*, Tol. 10, pp. 1-16.

BOUHDELLE E., BENNEJEANT Ch. et WICART. (1937). Anatomie de Physiologie bucco-dentaires. *Baillière éd.*, Paris, 614 p.

BOURDELLE E. et BRESSOU C. (1953). *In* : *Anatomie Régionale des Animaux domestiques* de MONTANÉ, BOURDELLE et BRESSOU. T. IV., Carnivores, Chien et Chat. *Baillière éd.*, Paris, 502 p.

BOURLIÈRE F. (1955). Ordre des Fissipèdes. Systématique. *In* : *Traité de Zoologie* de P.P. GRASSÉ, t. XVII, fasc. 1, pp. 215-278.

Source : MNHN, Paris

Bradley O.C. (1948). Topographical anamtoy of the Dog. (Éd. 5, révisée par T. Grahame). *Oliver et Boyd éd.*, Edinhurgh, 319 pp.

Brailsford J.F. (1945). Plasticity of hone. *Brit. Journ. of Surg.*, pp. 345-357.

Brash J.C. (1934). Some problems in the growth and development mechanics of bone. *Med. Journ.* Edinburgh, pp. 305-319 et 363-387.

Bremer F. (1923). Physiologie nerveuse de la mastication chez le Chat et le Lapin. Réflexes de mastication. Réponses masticatrices corticales et centre cortical du goût. *Arch. Internat. Physiol.*, Vol. 21, pp. 308-352.

Brocklehurst H.C. (1936). The Giant Panda. *Journ. Soc. Pres. Fauna Empire*, Vol. 28, pp. 21-23.

Brown T.G. (1915). Studies of the physiology of the nervous system. *Quart. Journ. Experimental Physiol.*, Vol. 9, pp. 91-145,

Butler P.M. (1946). The evolution of carnassial dentitions in the *Mammalia*. *Prac. Zool. Soc. London*, Vol. 116, pp. 198-220.

Cabrera A. (1932). Sinopsis de los Canidos argentinos. *Revista del Centro de Ing. Agronomos*, n° 145, 489 p.

Cabrera A. et Yepes J. (1940). Mamiferos Sud-Americanos (Vida y Costumhres). *Comp. Argentina de Editores*, 344 p.

Capozzi L. et Agrestini F. (1963). Sulla struttura radiographica della mandihola Umana. *Minerva Stomatologica* (*Torino*). Vol. 12, n° 8, pp. 397-402.

Cardot H. et Laugier H. (1922). Contribution à l'étude de l'excitahilité réflexe. Le réflexe linguo-maxillaire ; ses caractéristiques, l'excitahilité des éléments de l'arc réflexe. *Arch. Internat. Physiol.*, Vol. XXI, pp. 295-307

Carlsöö S. (1952). Nervous coordination and mechanical function of the mandibular elevators. *Acta Odontol. Scandinavica*, Vol. 10, Suppl. 11, 132 p.

Carlsöö S. (1956). An electromyographic study of the activity of certain suprahyoid muscles (mainly the anterior helly of digastric muscle) and of the reciprocal innervation of the elevator and depressor musculature of the mandible. *Acta Anat.*, n° 26, pp. 81-93.

Carlsson A. (1900). Üher die systematische Stellung von *Nandinia binotata*. *Zool. Jahrb.*, Vol. 13, pp. 509-528.

Carlsson A. (1920). Über *Artictis binturong*. *Acta. Zool.*, Vol. 1, pp. 337-380.

Carlsson A. (1925). Üher *Ailurus fulgens*. *Acta. Zool.*, Vol. 6, pp. 269-305.

Carter T.D. (1937). The Giant Panda. *Bull. New-York Zool. Soc.*, Vol. 40, pp. 6-14.

Caubépé J. (1950). Pathogénie et étiologie des anomalies dento-faciales. *Encycl. Médico-Chirurgicale. Stomatologie*, n° 23,475, pp. 1-10.

Chaigneau A. (1938). Notes sur la Loutre. *Mammalia*, t. 11, pp. 99-102.

Chaine K.J. (1902). Considérations sur la constitution musculaire de la région sus-hyoïdienne chez les Vertébrés en général. *Ann. Sc. Nat. Zool.* Vol. 16, pp. 375-392.

Chaine J. (1903). Sur le ligament tympano-maxillaire de la Genette (*Viverra genetta L.*). *Procès-Verbaux Soc. Sc. Phys. et Nat. Bordeaux*, pp. 1-12.

Chaine J. (1905). Caractères des muscles polygastriques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, Vol. 140, n° 9, pp. 593-595.

Chauveau A., Arloing S. et Lesbre F.X. (1903). Traité d'Anatomie Comparée des Animaux domestiques. *Baillière éd., Paris*, 684 p.

Chow Min Chen (1965). Mesonychids from the Eocene of Honan. *Vertebrata Palasiatica*, Vol. 9, n° 3, pp. 2816-291.

Cimasoni G. (1965). Physiologie de la mastication et de l'équilihre occluso-articulaire. *Encycl. médico-chirurgicale. Stomatologie*, n° 22 009 M10, pp. 1-8,.

Cobb W.M. (1943). The craniofacial union and the maxillary tuher in Mammals. *Amer. Journ. Anat.*, Vol. 72, pp. 32-105.

Colbert E.H. (1933). The skull of *Dissopsalis carnifex* Pilgrim, a Miocene Creodont from India. *Amer. Museum Novitates*, n° 603, pp. 1-8.

Collins G. (1940). Habits of the Pacific Walrus (*Odobenus divergens*). *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, n° 2, pp. 138-144.

Cope E.D. (1879). On the genera of *Felidae* and *Canidae*. *Proc. Acad. natur. Sc. Philad.*, Vol. 11, pp. 168-194.

Cope E.D. (1881). Notes on *Creodonta*. *Amer. Nat.*, Vol. 15, pp. 1018-1020.

Cope E.D. (1888). On the mechanical origin of the sectorial teeth of the *Carnivora*. *Proc. Amer. Ass. Odont. Sc.*, Vol. 36, pp. 254-257.

Corbin K.B. et Harrison F. (1940). Function of mesencephalic root of fifth cranial nerve. *Journ. Neurophysiol.*, Vol. 3, pp. 423-435.

Cottam C. et Hanson H.C. (1938). Food habits of some arctic hirds and mammals. *Zoological Series of Field Museum Nat. Hist.*, Chicago, Vol. XX, n° 31, pp. 405-426.

Source : MNHN, Paris

COTTAM C., NELSON A.L. et CLARKE T.E. (1939). Notes on early winter food habits of the black Bear in George Washington National Forest. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 20, n° 3, pp. 310-314.

COUTURIER M.A.J. (1954). L'Ours brun. *Couturier éd.*, Grenoble, 904 p.

CRABB W.D. (1941). Food habits of the prairie spotted Skunk in Southern Iowa. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 22, n° 4, pp. 349-364.

CROMPTON A.W. (1955). On the Skull of *Oligokyphus*. *Bull. British Mus. Nat. Hist. Geology*, Vol. 9, n° 4, pp. 69-82.

CROMPTON A.W. (1955). On some Triasic Cynodonts from Tanganyika. *Proceed. Zool. Soc. London*, Vol. 125, pp. 617-669.

CROMPTON A.W. (1963). On the lower jaw of *Diarthrognatus* ; on the origin of the mammalian lower jaw. *Proceed. Zool. Soc. London*, Vol. 140, pp. 697-753.

CRUSAFONT-PAIRO M. et TRUYOLS-SANTOJA J. (1953). Un ensayo goniometrico sobre la carnicera inferior de los Fisipedos. *Estudios geologicos* (*Instituto de Investigaciones geologicas « Lucas Mallada »*), n° 18, pp. 225-256.

CWIRKO-GODYCKI M. (1928). Influence des muscles masticateurs sur la morphologie crânienne. *Rev. Anthrop.*, Vol. 38, pp. 140-168.

DAHLBERG B. (1946). The masticatory habits, an analysis of the number of chews when consuming food. *Journ. Dent. Res.*, n° 25, pp. 67-72.

DAIGO M. (1956). Comparative studies on the Osteology of Dogs by breeds. 1 : *Cranium*. *Bull. of the Nippon Veterinary and Zootechnical College*, Vol. 5, pp. 43-60.

DAIGO M. (1956). Comparative studies on the Osteology of Dogs by breeds. II : *Mandibulae*. *Bull. of the Nippon Veterinary and Zootechnical College*, Vol. 6, pp. 70-79.

DAL PIAZ G. (1930). *Creodonta* dell'Oligocene Veneto. *Memor. Instit. Geol. Univ. Padova*, Vol. 8, pp. 3-14.

DAVIS C.W. (1868). Notes on the myology of *Viverra civetta*. *Journ. Anat. Physiol., London*, Vol. 2, pp. 207-217.

DAVIS D.D. (1955). Masticatory apparatus in the spectacled bear. *Fieldiana Zoology*, Vol. 39, pp. 91-105.

DAVIS D.D. (1961). Origin of the Mammalian feeding mechanism. *Amer. Zool.*, Vol. 1, pp. 229-234.

DAVIS D.D. (1964). The Giant Panda. *Fieldiana Zoology*, Vol. 3, 339 p.

DECHAMBRE P. (1922). Morphologie animale et entraînement. *Rev. Zootechnie*, n° 11, pp. 95-109.

DECBAUME M. (1949). Précis de Stomatologie. *Masson éd.*, Parie, 831 p.

DECHAUME M. et CRÉPY Cl. (1954). Les fractures condyliennes du maxillaire inférieur (réflexions thérapeutiques à propos de 50 cas). *Rev. Stomatol.*, n° 10, pp. 861-870.

DELATTRE A. (1951). Du crâne animal au crâne humain. *Masson éd.*, Paris, 104 p.

DELL P. et DUMONT-TYC S. (1963). Fonctions somato-sensibles. In : *Physiologie* de Ch. KAYSER, *Flammarion éd.*, Paris, t. II, pp. 365-402.

DEPÉRET C. et LLUECA G. (1928). Sur l'*Indarctos arctoides* et la phylogénie des Ursidés. *Bull. Soc. Géol. France*, Vol. 28, n° 4, pp. 149-160.

DE RIBET R.M. (1952). Les nerfs crâniens. *Doin éd.*, Paris, pp. 1-487.

DEUTSCH H. (1953). Contribution à la myologie du Furet. Thèse Vét., Éc. Nat. Vét. Lyon, *Impr. Gén. Lyonnaise*, n° 9, 80 p.

DEVIN R. (1956). L'occlusion en prothèse totale d'après Victor Sears. *Actual. Odonto-stomatol.*, n° 33, pp. 45-50.

DEVIN R. (1962). Cours de Protbèse complète. *Ass. Gén. Étud. Chirurgie Dentaire éd.*, Paris, 251 p.

DOKLADAL M. (1968). Effect of the unilateral surgical removal of the *musculus masseter* in the Dog. *Folia morphologica, Prague*, Vol. 16, n° 2, pp. 150-161.

DOLGO-SABUROFF B. (1929). Über Ursprung und Insertion der Skelettmuskels. *Anat. Anz.*, Vol. 68, pp. 80-87.

DORELLO P. (1921). Oservazioni sopra la struttura e le funzioni dell'articolazione temporo-mandibolare e dei muscoli masticatori dell'uomo. *Bull. R. Acad. Med. Roma*, Vol. 47, n° 3, 0. 171.

DOTY R.W. et BOSMA J.F. (1956). An electromyographic analysis of reflex deglutition. *Journ. Neurophysiol.*, Vol. 19, pp. 44-60.

DOVITCB V. et HERZBERG F. (1958). A radiographic study of the bony trabecular pattern in the mandibular rami of certain Herbivores, Carnivores and Omnivores. *The Angle Orthodontist. Ed. Angle Soc. Orthodontia éd.*, Appleton (Wisconsin, U.S.A.), pp. 205-210.

DUBECQ J. (1925). Morphologie comparative de quelques muscles élévateurs de la mandibule chez les Vertébrés. Thèse Doct. Sc. État. *Siraudeau éd.*, Bordeaux, 188 p.

DUKES H.H. (1935). The physiology of domestic animals. *Comstock éd.*, Itbaca, 643 p.

Source : MNHN, Paris

Dusser de Barenne J.G. (1920). Recherches expérimentales sur les fonctions du système nerveux faites en particulier sur deux Chats dont le néopallium avait été enlevé. *Arch. Néerl. Physiol.*, Vol. 4, pp. 31-123.

Edgeworth F.H. (1924). On the development and morphology of the mandibular and hyoid muscles of Mammals. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.*, pp. 573-645.

Ekensten B. (1949). Om det icke fysiologiska hettet som orsak till neuralgiska Smartor i huvudet och dess orthopedisk protetiska behandling. *Finska Tandlakarsallskapets Forhandlinger*, Vol. 97, pp. 63-80.

Ellenberger W. et Baum H. (1891-1894). Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. *Springer ed., Berlin*, 646 p.

Endo B. (1966). A biomechanical study of the human facial skeleton by means of strain-sensitive larguer. *Okajimas Fol. Anat. Jap.*, Vol. 42, pp. 205-217.

Enlow D.F. (1965). The problems of muscle tension and the stimulation of bone growth. *Anat. Record.*, Vol. 151, p. 451.

Erdbrink A. (1953). A review of fossil an recent Bears of the old World. Thèse Utrecht, *Imp. Jan de Lange*, 517 p.

Errington P.L. (1935). Food Habits of mis-west foxes. *Journ. Mammalogy*, Vol. 16, pp. 192-200.

Eschweiler R. (1899). Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Saugetiere. *Arch. Mikr. Anat. Entwicklungsgesch.*, Vol. 53, pp. 558-622.

Evans H.E. (1959). Hyoid muscle anomalies in the Dog. *Anat. Record.*, Vol. 133, n° 2, pp. 145-162.

Ewer R.F. (1955). The fossil carnivores of the Transvaal caves : *Machairodontinae. Proceed. Zool. Soc. London*, Vol. 125, pp. 587-615.

Fawcett E. (1892). The temporo-maxillary joint. *Brit. Med. Journ. Londres*, pp. 283-295.

Ferrier D. (1873). Experimental researches in cerebral physiology and pathology. *West Riding Lunactic Asylum Medical Reports*, n° 3, pp. 30-96.

Fick R. (1911). Handhuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berucksichtigung der bawegenden Muskeln. *G. Fischer éd.*, Jena ; 688 p.

Fiedler W. (1953). Die Kaumuskulatur der *Insectivora. Acta Anatomica*, pp. 101-175.

Filogamo G. (1945). Contributo alla conoscenza della minuta struttura dell'osso. Osservazioni sulla zona d'attaco di tendini allo scheletro. *Rendiconti Ist. Lombardo di Sc. e Lett. Cl. di Sc.*, Vol. 78, pp. 425-448.

Fisher E.M. (1939). Habits of the Southern Sea Otter. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 20, n° 1, pp. 21-36.

Fisher E.M. (1940). Early life of a Sea Otter Pup. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, n° 2, pp. 132-137.

Fisher E.M. (1941). Notes on the teeth of the Sea Otter. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 22, n° 4, pp. 428-433.

Flower W.H. (1869). On the value of the characters of the hase of the cranium in the classification of the *Carnivora. Proc. Zool. Soc. London*, pp. 4-37.

Frassetto F. (1901). Notes de craniologie comparée. *Ann. Sc. Natur., Zoologie*, 363 p.

Frechkop S. (1955). Ordre des Pinnipèdes *in Traité de Zoologie* de P.P. Grassé, T. XVII, Fasc. I, pp. 292-336.

Friant M. (1932). L'influence de la grandeur du corps sur la morphologie dentaire chez les Mammifères. *C.R. Acad. Sc. Paris*, Vol. 194, pp. 482-383.

Friant M. (1933). Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les mammifères. Essai d'une théorie de la dentition. *Publ. Mus. Hist. Natur. Paris*, Vol. 1, pp. 1-132.

Friant M. (1953). Anatomie comparée cranio-faciale et dentaire. *Prélat éd.*, Paris, 194 p.

Frick C. (1926). The *Hemicyoninae* and an american tertiary Bear. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 56, pp. 1-119.

Fujimoto T. (1960). Arterial distrihution of the temporal muscle in some mammals, in « *The collected paper of the Department of Anatomy of Osaka Dental College* » de Tanigucui et Ohta, Vol. 1, pp. 137-171.

Gans C. et Bock W.J. (1965). The functionnal significance of muscle architecture. A theoritical analysis. *Ergbn. Anat. Entwichl. Gesch.*, Vol. 38, pp. 115-142.

Gardner E. (1950). Physiology of movahle joints. *Physiol. Rev. Cambridge*, Vol. 30, pp. 127-176.

Gaspard M. (1964). La région de l'angle mandihulaire chez les *Canidae. Mammalia*, t. 28, n° 2, pp. 249-329.

Gaspard M. (1964). On spongy mandibular bone in some Mammals. *C.R. 1er Congrès internat. Rech. Dent.* (Internat. Assoc. Dental Res.). *Fac. Méd. Univ. Strasbourg*, p. 4.

Gaspard M. (1965). L'architecture de la mandibule des Mammifères. *Inform. Dent.*, Feuillets jaunes : 8/VII.

Gaspard M. (1965). Données récentes sur l'anatomie et la physiologie des muscles masticateurs et sus-hyoïdiens. *C.R. Congrès Assoc. Avanc. Sc., 85e Session Fac. Sc. Univ. Rouen*, pp. 2-3.

Gaspard M. (1965). Disposition hélicoïde du corps mandibulaire chez les Anthropomorphes. *Actual. Odonto-Stomatol.*, n° 69, pp. 85-108.

Source : MNHN, Paris

GASPARD M. (1965). Introduction à l'analyse bio-mathématique de l'architecture des muscles. *Arch. Anat. Histol. Embryol. normales et expérimentoles*, t. XLVIII, Fasc. 1/4, pp. 95-146.

GASPARD M. (1965). L'os spongieux mandibulaire chez quelques Mammifères. *Bull. Group. Internat. Rech. Sc. Stomatol.*, Vol. 8, pp. 105-176.

GASPARD M. (1966). Remarques sur le problème des « rapports de convenance » et de « l'indépendance relative » des constituants de l'appareil masticateur chez les Mammifères. *Actual. Odonto-stomatol.*, n° 76, pp. 377-426.

GASPARD M. (1967). Le problème de la solidarité des constituants de l'appareil masticateur à la lumière des acquisitions récentes de myologie fonctionnelle. *Rev. Franç. Odonto-stomatol.*, Vol. 14, pp. 785-804.

GASPARD M. (1967). Recent concepts on temporo-mandibular joint in Mammals. *C.R. 4e Congrès Internat. Rech. Dent.* (Internat. Assoc. Dental Res.). *Univ. Wurzbourg*, p. 11.

GASPARD M. (1967). « L'indépendance relative » et « l'étroite solidarité » des constituants de l'appareil masticateur : ces deux faux-problèmes. *Rev. Franç. Odonto-stomatol.*, Vol. 13, pp. 521-528.

GASPARD M. (1967). Essai d'analyse bio-mécanique comparative de la mastication chez les Carnivores, les Anthropoïdes et l'Homme. *Rev. Franç. Odonto-stomatol.*, Vol. 14, pp. 85-108.

GASPARD M. (1968). Éléments de myologie fonctionnelle. *In Traité de Zoologie de* P.P. GRASSÉ, t. XVI, Fasc. II, pp. 78-228 et 765-791.

GASPARD M. (1968). Some new data concerning the texture of the masticatory muscles. *C.R. 5e Congrès Internat. Rech. Dent.* (Internat. Assoc. Dental Res.). *Rome*, p. 13.

GAZIN C.L. (1946). *Machaeroides eothen* Matt., the saber-tooth Creodont of the Bridger Eocene. *Proceed. U.S. Nat. Mus.*, Vol. 96, pp. 335-347.

GIARDINO G., BRUNO M., MARENDUZZO A. et VALETTA G. (1958). La Chirurgie dell'articolazione temporo-mandibulare. *Minerva Stomatologica*, pp. 395-487.

GILL H.I. et GRANT A.A. (1966). The Anatomy of the pterygoid region of the Cat, Sheep, Goat and Monkey. *Australian Journ. of Zoology*, pp. 265-274.

GILLINGS B.R.D. (1967). Photoelectric mandibulography : a technic for studying jaw movements. *Journ. Prosth. Dentistry*, t. 67, Fasc. 2, pp. 109-121.

GINSBURG L. (1961). La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). Thèse Doct. Sc. État. *Mémoires du Museum Nat. Hist. Nat. Paris*, 190 p.

GOLTZ F. (1892). Der Hund ohne Grosshirns. Siehente Abhandlung über die Verichrungen des Grosshirns. *Arch. Ges. Physiol.*, Vol. 51, pp. 570-614.

GOVAERTS A. (1962). La biomécanique. Nouvelle méthode d'analyse du mouvement. *Presses Universitaires, Bruxelles*, 160 p.

GRAF H. et SANDER H.A. (1965). Tooth contact patterns in mastication. *Journ. Prosth. Dent. St-Louis*, Vol. 13, pp. 1055-1066.

GRASSÉ P.P. (1955). Ordre des Fissipèdes. *In : Traité de Zoologie* de P.P. GRASSÉ, t. XVII, Fasc. I, pp. 194-215.

GRAY J.E. (1868). Notice of a Badger from China (*Meles chinensis*). *Proceed. Zool. Soc. London*, pp. 206-209.

GREENFIELD B.E. and WIKE B.D. (1956). Electromyographic studies of some of the muscles of the mastication. 1 : Temporal and masseter activity in various jaw movements in normal subjects. *Brit. dent. Journ.*, n° 100, pp. 129-143.

GREGORY W.K. (1931). Certain critical stages in the evolution of the vertebrate jaws. *Internat. Journ. of Orthodontia, Oral Surgery and Radiography, St-Louis*, Vol. 17, XVII, n° 12, pp. 2-12.

GREGORY W.K. (1933). Nature's Wild Dog show. *Bull. Zool. Soc. New-York*, Vol. 36, pp. 839-6.

GREGORY W.K. (1936). On the phylogenetic relationships of the Giant Panda (*Ailuropoda*) to other arctoid *Carnivora*. *Amer. Mus. Novitates*, n° 878, pp. 1-29.

GREGORY W.K. et HELLMAN M. (1949). On the evolution and major classification on the Civets (*Viverridae*) and allied fossil and recent *Carnivora* : a phylogenetic study of the skull and dentition. *Proceed. Philosophical Soc.*, Vol. 81, pp. 309-392.

GROMOVA V. (1952). O primitivnyx khishchnikakh iz *Paleogena Mongolii* i Kazakhstana. *Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk, S.S.S.R.*, Vol. 41, pp. 51-77.

GRYNFELT et PEYRON (1905). Sur un point d'anatomie de la fosse zygomatique. *Soc. Sc. Médic. de Montpellier, in : Montpellier médical*, n° 51, pp. 348-349.

GRZYBOWSKI (1936). Przyczynek do morfologii i mechaniki zuchwy. *Folia morphologica, Loth* ed., Warszawa, Vol. VI, pp. 302-314.

GYSI A. (1921). Studies on the leverage problem of the mandible. *Dental digest, Pittsburgh*, Vol. 27, n° 2, pp. 74-84, n° 3, pp. 144-150, n° 4, pp. 203-208.

GYSI A. (1929). Kieferbewegung und Zahnform. *In : Handbuch der Zahnheilkunde* de J. SCHEEF, t. IV, pp. 1-171.

Source : MNHN, Paris

HAINES R.W. (1932). The laws of muscle and tendon growth. *Journ. Anat. London*, Vol. 66, pp. 578-585.

HALL E.R. (1926). The muscular anatomy of three Mustelid Mammals : *Mephitis, Epilogale* and *Martes*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, t. 30, pp. 7-38.

HAMILTON J.E. (1934). The Southern Sea Lion (*Otaria byronia*). *Discovery Reports*, Vol. 8, pp. 269-318.

HAMILTON J.E. (1939-1940). On the history of the elephant seal *Mirounga leonina* (L.) *Proceed. Linnean Soc. London*, Ser. 152, Part. 1, pp. 33-37.

HAMILTON W.J. (1935). Notes on food of red Foxes in New-York and New-England. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 16, n° 1, pp. 16-21.

HAMILTON W.J. (1939). American Mammals : their lives, habits and economic relations. *Mc Graw-Hill Book ed.* New-York, pp. I-XII et p.. 1-434.

HANAI H., OHTANI Y., SAWA H. et FUJIWARA I. (1960). On relations between *m. temporalis* and the superior head of *m. pterygoideus lateralis* in Rabbit. *In : The collected papers of the Department of Anatomy of Osaka Dental. College* de Y. TANIGUCHI et Y. OHTA, Vol. 1, pp. 307-325.

HARE W.C.D. (1958). Radiographic anatomy of the canine skull. *Journ. Amer. Veterinary medical. Assoc.*, Vol. 113, t. 3, pp. 14-9157.

HATFIELD D.M. (1939). Winter foods habits of Foxes in Minnesota. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 20, n° 2, pp. 202-206.

HELLUY M. (1962). Étude cinétique et dynamique du jeu mandibulaire dans l'abaissement et l'élévation simples. *Actual. Odonto-stomatol.*, n° 58, pp. 147-180.

HICKEY J.C., KERIDER J.A., BOUCHER C.O. et STORZ O. (1959). A method of studying the influence of occlusal shemes on muscular activity. *Journ. Prosth. Dent.*, Vol. 9, pp. 498-505.

HJORTSJO C.H. (1953). The mechanism in the temporo-mandibular joint. *Acta. Odontol. Scandinav.*, n° 1, pp. 5-23.

HOVELACQUE A. et VIRENQUE M. (1913). Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères. *Journ. Anat. Physiol.*, t. XLIX, pp. 427-488 et pp. 618-699.

HUBER E. (1924). Über die Bedeutung der experimentellen Methode in der Facialisforschung, nebst Betrachtungen über die phylogenetische Entwicklung der Facialismuskulatur in der Vertebratenreihe. *Anat. Anz.*, Vol. 58, pp. 177-205.

HUBER E. (1925). Der *m. mandibulo-auricularis*. *Anat. Anz.*, Vol. 59, pp. 353-379.

HUE E. (1907). Ostéométrie des Mammifères. *Schleicher éd.*, Paris, Part. 1, 50 p.

HUGELIN A. et BONVALLET M. (1956). Étude électro-physiologique d'un réflexe mono-synaptique trigéminal. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, Vol. 150, n° 2, pp. 2067-2071.

HUGELIN A. et BONVALLET M. (1956). Mise en évidence d'un noyau inhibiteur dans le système myotatique masticateur. *C.R. Soc. Biol. Paris*, Vol. 150, n° 2, pp. 2164-2166.

HURZELER J. (1940). Sur les Canidés félinoïdes du Miocène européen. *Eclogae Geol. Helvet.*, Vol. 33, pp. 229-230.

HURZELER J. (1944). Zur Revision der europaischen Hemicyoniden. *Verhdl. Naturf. Ges. Basel.*, Vol. 55, pp. 131-157.

HUXLEY T.H. (1880). On the cranial and dental characteres of the *Canidae*. *Proceed Zool. Soc. London*, Vol. XVI, pp. 238-287.

ISRIWARA T. (1950). Masticatory efficiency and particle size distribution of masticated raw rice. *Kokubyoshi*, n° 22, pp. 207-255.

JACQUOT R., LE BARS H. et SIMONNET H. (1952). Nutrition animale. Données générales sur la nutrition et l'alimentation. *Baillière éd.*, Paris, 472 p.

JANKELSON B. (1955). Physiology of human dental occlusion. *Journ. Amer. Dent. Ass.*, n° 6, pp. 664-680.

JANKELSON B., HOFFMAN G.M. et HENDRON J.A. (1953). The physiology of the stomatognathic system. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, Vol. 46, pp. 375-386.

JARABAK J.R. (1956). An electromyographic analysis of muscular and temporo-mandibular movements from rest-position. *Journ. Prosth. Dent.*, Vol. 7, pp. 682-710.

JOUFFROY F.K. et LESSERTISSEUR J. (1968). Système musculaire : Généralités : *in Traité de Zoologie* de P.P. GRASSÉ, t. XVI, Fasc. II, pp. 1-77.

JUVARA E. (1895). Anatomie de la région ptérygo-maxillaire. Thèse Doct. Méd., *Battaille éd.*, Paris, 65 p.

KAMEL S.H. (1953). The conformation of the Skull of the Dog. *British Veterinary Journ.*, Vol. 109, n° 12, pp. 525-527.

KAWAMURA Y. (1954). The application of electromyography for dental research. *Shikaitembo*, Vol. II, pp. 225-230 et 259-264.

KAWAMURA Y. (1956). The electomyography of masticatory muscles. *Nagai ed.*, Tokyo, pp. 121-141.

Source : MNHN, Paris

KAWAMURA Y. (1963). Recent concepts on the physiology of mastication. *Advances in Oral Biology, Academic Press*, New-York, Vol. 1, pp. 77-109.

KAWAMURA Y. et FUJIMOTO J. (1957). Some physiologic consideration on measuring rest position of the mandible. *Med. Journ. Osaka Univ.*, n° 8, pp. 247-255.

KAWAMURA Y., KISHI K., NOHUHARA M. et FUJIMOTO J. (1957). Studies on masticatory function. I, An electromyographic analysis of the chewing pattern of the normal occlusion and malocclusion. *Med. Journ. Osaka Univ.*, n° 8, pp. 229-240.

KAWAMURA Y., KISHI K., NOBUHARA M. et FUJIMOTO J. (1957). Studies on masticatory function. 2 : The swallowing threshold of persons with normal occlusion and mal-occlusion. *Med. Journ. Osaka Univ.*, n° 8, pp. 241-246.

KAWAMURA Y. et MAJIMA T. (1964). Temporomandibular joint's sensory mechanisms controlling activities of the jaw muscles. *Journ. Dent. Res.*, Vol. 43, n° 1, p. 150.

KAWAMURA Y., NISHIYAMA T., FUNAKOSHI M. et MAJIMA T. (1965). Dental nerve response of the Cat induced by pressure on the incisor. *Journ. of Osaka Univ. Dental School.*, Vol. 5, pp. 1-9.

KAWAMURA Y. et NOBUHARA M. (1957). Studies on masticatory function. The swallowing threshold of persons with normal occlusion and malocclusion, *Medical Journ. of Osaka University*, Vol. 8, n° 1, pp. 241-246.

KAWAMURA Y. et TSUKAMOTO S. (1960). Analysis of jaw movements from the cortical jaw motor area and amygdala. Japanese. *Journ. Physiol.*, Vol. 10, n° 5, pp. 471-488.

KAWAMURA Y., TSURU H. et FUNAKOSHI M. (1960). The relation between the vertical dimension and the junction of dentures. *Dental Bull. of Osaka University*, Vol. 1, pp. 13-25.

KAWAMURA Y. et WATANABE M. (1960). Studies on oral sensory thresholds. The discrimination of small differences on thickness of steel wires in persons with natural and artificial dentitions. *Medical Journ. of Osaka University*, Vol. 10, n° 3-4, pp. 291-301.

KAYSER Ch. (1963). Digestion et Absorption, in *: La physiologie, Flammarion éd.*, Paris, t. I, pp. 247-309.

KEIL A. (1966). Grundzüge der Odontologie. *Gebruder Borntraeger ed.*, Berlin, 278 p.

KELLEY (1888). Notes on myology of *Ursus maritimus*. *Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, part. II, pp. 141-154.

KELLOGG R. (1922). Pinnipeds from Miocene and Pleistocene deposits of California. *Univ. Californ. Publ. Geol. Sc.*, Vol. 13, pp. 23-132.

KELLOGG R. (1925). Next Pinnipeds from the Miocene diatomaceous earth near Lompoc. *California-Carnegie Inst. Washington Publ.*, n° 348, pp. 71-96.

KELLOGG R. (1927). Fossil Pinnipeds from California. *Carnegia Inst. Washington Publ.*, n° 236, pp. 25-37.

KERMACK K.A. et MUSSETT F. (1958). The jaw articulation of the *Docodonta* and the classification of Mesozoic Mammals. *Proceed. Zool. Soc. London*, Vol. 148-B, pp. 204-215.

KULRHORN F. (1940). Beitrag zur Systematik der sudame-rikanischen. *Arch. f. Naturgesch.*, Vol. 9, pp. 194-223.

KURTEN B. (1954). Observations on allometry in mammalian dentitions ; its interpretation and evolutionary significance. *Acta Zool-Fennica*, Vol. 85, pp. 1-13.

KURTH L.E. (1942). Mandibular movements in mastication. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, Vol. 19, pp. 1769-1790.

KURTH L.E. (1951). Problems related to occlusion with complete upper and partial lower dentures. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, Vol. 43, pp. 687-695.

KURTH L.E. (1955). Centric relation and mandibular movements. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, n° 3, pp. 309-315.

KURTH L.E. et FEINSTEIN I.K. (1951). The hinge axis of the mandible. *Journ. Prosth. Dentistry.*, t. 51, Fasc. 1, p. 332.

LAFOND M. (1926). Mouvement transversal condylien ; son origine. *Rev. Odontol.*, n° 2, pp. 49-62.

LAFOND M. (1928). Essai de Physiologie mandibulaire chez les Carnivores. *Rev. Stomatol.*, t. XXXI, n° 1, pp. 1-17,

LANDA J.S. (1954). Integration of structure and function of the temporo-mandibular joint. *New-York Journ. Dentistry*, n°s 8 et 9, pp. 290-303.

LANKESTER E.R. (1901). On the affinities of *Aeluropus melanoleucus, A. Milne-Edwards*. *Trans. Minnean Soc. London*, Vol. 8, pp. 162-172.

LASSERRE M. (1967). Topographie des repères anatomiques du crâne du Berger Allemand; étude radiologique Thèse Doct. Vét., « *Au Manuscrit* » *éd.*, M.-Alfort, 82 p.

LAST R.J. (1954). The muscles of the mandible. *Proceed. Roy Soc. Med. London*, Vol. 47, n° 7, pp. 571-578

LECHE W. (1874). Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. *Mammalia*, Vol. VI, pp. 1-570.

LE DOUBLE A.F. (1897). Traité des variations du système musculaire de l'Homme et de leur signification du point de vue de l'Anthropologie zoologique. *Vigot éd.*, Paris, 400 p.

LE DOUBLE A. F. (1906). Traité des Variations des os de la face de l'Homme et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique. *Vigot éd.*, Paris, 471 p.

Source : MNHN, Paris

LEGRAND P. (1945). Anomalies dentaires du Chien. Variations des signes de l'âge du Chien. Thèse Doct. Vét., Éc. Nat. Vét. M.-Alfort, 58 p.

LEROI-GOURHAN A. (1955). Les tracés d'équilibre mécanique du crâne des Vertébrés. Thèse Doct. Sc. État Sorbonne, 154 p.

LESBRE F.X. (1897). Essai de myologie comparée de l'homme et des animaux domestiques en vue d'établir une nomenclature unique et rationnelle. *A. Rey éd.*, Lyon, 179 p.

LESBRE F.X. (1927). Traité de Tératologie de l'Homme et des Animaux Domestiques. *Vigot éd.*, Paris, 342 p.

LESSERTISSEUR J. et SIGOGNEAU D. (1965). Sur l'acquisition des principales caractéristiques du squelette des Mammifères. *Mammalia*, pp. 95-168.

LETARD E. (1939). Le brachygnathisme inférieur chez les Animaux Domestiques et l'Homme. *Recueil de Méd. Vétérin.*, Vol. 115, pp. 577-594.

LEYTON A.S.F. et SHERRINGTON C.S. (1917). Observations on the excitable cortex of the Chimpanzee, Orang-Utan and Gorilla. *Quart. Journ. Exper. Physiol.*, Vol. 11, pp. 135-222.

LOEWENSTEIN W.R. et RATHKAMP R. (1955). A study on the pressoreceptive sensibility of the tooth. *Journ. Dent. Res.*, Vol. 34, pp. 287-294.

LOONNBERG E. (1928). Contributions to the biology and morphology of the Badger *Meles taxus* and some other *Carnivora*. *Arch. f. Zool.*, Vol. 19, n° 26, pp. 1-11.

LOOFBOURROW G.N. (1948). Electrographic evaluation of mechanical response in mammalian skeletal muscle in different conditions. *Journ. of Neurophysiol.*, Vol. 11, pp. 151-167.

LORENTE DE NO (1947). Action potential of the motoneurons of the *hypoglossus nucleus*. *Journ. Cell. Comp. Physiol.*, Vol. 29, pp. 207-287.

MACALISTER A. (1874). On the Myology of the « *Viverra civetta* » and « *Galera barbata* ». *Proceed Roy. Acad.*, Ser. II, n° 1, pp. 506-513.

MACALISTER A. (1874). On the Anatomy of « *Aonyx* ». *Proceed Roy. Acad.*, Ser. II, n° 1, pp. 539-547.

MACALISTER A.D. (1955). The development of the human temporo-mandibular joint. *Australian Journ. of Dentistry*, pp. 21-27.

MC INTYRE G.T. (1966). The *Miacidae*. The Systematics of *Ictidopappus* and *Protictis*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New-York*, Vol. 131, Art. 2, pp. 117-209.

MC MURRY F.B. et SPERRY Ch.C. (1941). Food of Feral House Cats in Oklahoma, a progress report. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 22, n° 2, pp. 185-190.

MACORRA L. (de la) (1964). El factor dental y su importancia en la evolucion del menton en la especie humana *Rev. Española de estomatologia*, Madrid, pp. 91-110.

MAGITOT E. (1888). Snr les deux dentitions des mammifères. *C.R. Soc. Biol., Paris*, Vol. 38, pp. 261-263.

MANLY R.S. et BRALEY L.C. (1950). Masticatory performance and efficiency. *Journ. Dent. Res.*, n° 29, pp. 448-462.

MANNICHE A.L.V. (1910). The Terrestrial Mammals and Birds of North-East Greenland. *Meddel* on *Greenland*, Vol. 45, pp. 1-200.

MARCHAND A.E. (1940). La symphyse maxillaire chez les Mammifères. Thèse Doct. Vét., *Vigot éd.*, Paris, 60 p.

MASSON G. (1953). Structure et innervation du ménisque temporo-mandibulaire. *Schweiz. Mschs. Zahnhk.*, Vol. 63, n° 8, pp. 7-39.

MATTHEW W.D. (1901). Additional observations on the *Creodonta*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 14, pp. 1-38.

MATTHEW W.D. (1906). The osteology of *Sinopa*, a Creodont Mammal of the middle Eocene. *Proceed. U.S. Nat. Mus.*, Vol. 30, pp. 203-233.

MATTHEW W.D. (1909). The *Carnivora* and *Insectivora* of the Birdger Basin. *Mem. Amer. Mus. Eat. Hist.*, Vol. 9, pp. 291-567.

MATTHEW W.D. (1910). The Phylogeny of the *Felidae*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 28, pp. 289-310.

MATTHEW W.D. (1915). A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind-River faunas. Part. I. *Creodonta*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 34, pp. 4-103.

MATTHEW W.D. (1930). The phylogeny of *Dogs*. *Journ. Mammal.*, Vol. 11, pp. 117-138.

MATTHEWS L.H. (1939). The bionomics of the Spotted *Hyaena*, *Crocuta crocuta Erxl.* *Proceed. Zool. Soc. London*, Vol. 109, pp. 43-56.

MÉGNIN P. (1952). Nos Chiens : races, dressage, élevage, hygiène, maladies. *Baillière éd.*, Paris (7e éd.), 276 p.

MILANI A. et VIALLI M. (1928). L'anatomia radiologica della mandibola dei Mammiferi. *Ricerche di Morfologia*, Roma, Vol. VIII, pp. 323-364.

MILLER G.S. (1941). The type specimen of *Mephitis frontata* Coues. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 22, n° 2, pp. 190-192.

Source : MNHN, Paris

MILLER W.C.S. (1887). The Myology of the *Pinnipedia*. *In :* Turner : *Report on the scientific results on the voyage of the H.M.S. « Challenger » during the years* 1873-76. *Zoology*, T. 1, part. 4, pp. 139-234.

MILLER M.E., CHRISTENSEN G.C. et EVANS H.E. (1964). Anatomy of the Dog. *Saunders ed.*, Philadelphia, 941 p.

MILNE-EDWARDS A. et GRANDIDIER A. (1867). Observations anatomiques sur quelques Mammifères de Madagascar. De l'organisation du *Cryptoprocta ferox*. *Ann. Sc. Nat.*, Vol. 7, pp. 314-338.

MIURA F. (1956). The electromyographical study on masticatory muscle activities. *Kobubyo-shi*, nº 23, pp. 391-429.

MIURA F. et SUMITA M. (1954). The study on occlusal pressure. *Nippon-shikai*, nº 7, pp. 213-216.

MIVART G. (1882). On the classification and distribution of the *Aeluroidea*. *Proceed. Zool. Soc. London*, pp. 135-208.

MIVART G. (1882). Notes on some points in the anatomy in the *Aeluroidea*. *Proceed. Zool. Soc. London*, p. 459.

MIVART G. (1885). Notes on the *Pinnipedia*. *Proceed. Zool. Soc. London*, pp. 484-501.

MORIMOTO T., KATO I. et KAWAMURA Y. (1966). Studies on functional organization of the hypoglossal nucleus. *Journ. of Osaka University Dental School*, Vol. 6, pp. 75-87.

MORIN G. (1962). Physiologie du système nerveux central. *Masson éd.*, Paris (3e éd.), 395 p.

MOYERS R.E. (1950). An electrographie analysis of certain muscles involved in temporo-mandibular movement. *Amer. Journ. Orthodontics.*, nº 36, pp. 481-551.

MURIE A. (1944). The Wooves of Mount McKinley. *Fauna of the National Parks of the U.S.*, Washington, Vol. 20, 238 p.

MURIE O.J. (1940). Notes on the Sea Otter. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, nº 2, pp. 119-131.

MURPHY T. (1956). Étude des pressions subies par l'articulation temporo-maxillaire. *Australian Dent. Journ.*, Nº 5, pp. 267-287.

NAGLE R. (1955). Temporo-mandibular function. *Oral Surgery-Oral Medicine-Oral Pathology*, nº 5, pp. 550-559.

NEHRING A. (1886). Über *Lutra brasiliensis*, *Lutra paranensis*, *Galictis crassidens* und *Galera macradon*. *Sitz. Ges. Naturf. Freunde, ed.*, Berlin, Vol. 10, pp. 144-152.

NELSON A.L. (1933). A preliminary report of the Winter food of Virginia Foxes. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 14, pp. 40-43.

NICKEL R., SCHUMMET A. et SEIFERLE E. (1960-1961). Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. *P. Parey ed.*, Berlin, Vol. 1, 502 p., Vol. II, 411 p.

OLIVIER E. (1949). Anatomie de la tête et du cou. *Legrand éd.*, Paris, 321 p.

ORTIZ DE ZARATE J.C. et MURACCIOLE J.C. (1966). Études sur la physiologie de l'articulation temporo-mandibulaire. L'action des muscles masséter et temporal droits étudiés électromyographiquement. *Rev. Franç. Odonto-Stomatol.*, Vol. 3, pp. 245-252.

OSBORN H.F. (1893). Recent researches upon the succession of the teeth in Mammals. *Amer. Naturalist.*, Vol. 27, p. 318.

OSBORN H.F. (1924). *Andrewsarchus*, giant mesonychid of Mongolia. *Amer. Mus. Novitates*, nº 146, pp. 1-5.

PAGE H.L. (1954). Physiologie de l'articulation temporo-mandibulaire et synergie de la mâchoire. *Dent. Digest.*, nº 2, pp. 54-59.

PARSONS F.G. (1898). The muscles of Mammals, with special relation to Human myology. I : The skin muscles and muscles of the head and neck. *Journ. of Anat. Physiol.*, t. 32, pp. 428-450.

PAULIAN P, (1964). Contribution à l'étude de l'Otarie de l'île Amsterdam. *Mammalia*, suppl. 1, 146 p.

PEN HUNG SHOU (1943). Some notes on the giant Panda. *Bull. Fan Mem. Inst. Biol.*, Vol. 1, pp. 64-71.

PERIER A.L. (1945). L'influence du développement mandibulaire sur l'orientation des surfaces occlusales des molaires humaines. *Rev. mensuelle Suisse d'Ondontologie*, t. 55, nº 9, pp. 773-785.

PERRY H.T. et HARRIS S.C. (1954). Role of neuro-muscular system in functional activity of the mandible. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, nº 48, pp. 665-673.

PETERSEN H. (1930). Die Organe des Skeletsystems in Von Möllendorff W. Handbuch. *Der mikr. Anat. des Menschen, Springer éd.*, Berlin, pp. 2-10.

PETTER G. (1962). Les rapports de la mandibule et de la chaîne des osselets chez le nouveau-né de *Poecilictis lybica*. *Mammalia*, Vol. 26, nº 4, pp. 506-511.

PETTER G. (1964). Origine du genre *Otocyon*. *Mammalia*, Vol. 28, pp. 330-344.

PIFFAULT C. et DUHAMEL J. (1963). A propos des réactions subies par les condyles maxillaires à l'équilibre. *Rev. Odonto-Stomatol.*, Vol. XXI, pp. 3-17.

PILGRIM G.E. (1932). The fossil *Carnivora* of India. *Paleont. indica*, Vol. 18, pp. 1-232.

Source : MNHN, Paris

Pilgrim G.E. (1933). On the genera *Trochictis*, *Enhydrictis*, and *Trocharion* with remarks on the taxonomy of the *Mustelidae*. *Proceed. Zool. London*, pp. 845-867.

Pinto S. (1937). O ligamento pterigo-maxilar. *A Medicina contemporanea* (Centro tipografico colonial éd., Lisboa), nº 17, pp. 1-5.

Piveteau J. (1932). Les Chats des Phosphorites du Quercy. *Ann. Paléontol.*, Vol. 20, pp. 105-162.

Piveteau J. (1935). Études sur quelques Créodontes des phosphorites du Quercy. *Ann. Paléontol.*, Vol. 24, pp. 3-22.

Piveteau J. (1951). Images des mondes disparus. *Masson* éd., Paris, 157 p.

Pocock R.I. (1917). The classification of existing *Felidae*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 8, Vol. 20, pp. 329-350.

Pocock R.I.)1919). The classification of the Mongooses (*Mungotidae*). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 9, Vol. 3, pp. 515-521.

Pocock R.I. (1921). The external characters and classification of the *Procyonidae*. *Proceed. Soc. Biol. London*, pp. 389-422.

Pocock R.I. (1921). On the external characters and classification of the *Mustelidas*. *Proceed. Soc. Biol. London*, pp. 808-837.

Pocock R.I. (1935). The races of *Canis lupus*. *Proceed. Zool. Soc. Biol. London*, Part. 3, pp. 647-686.

Pocock R.I. (1936). The Foxes of British India. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Vol. 39, pp. 36-57.

Pohle H. (1919). Die Unterfamilie der *Lutrinae*. *Arch. f. Naturgesch.*, Vol. 85, pp. 1-247.

Posselt U. (1951). En vaxindexteknik vid tandforsedda fall. *Svensk Tandlakars Tidskrift*, Vol. 44, pp. 337-343.

Posselt U. (1957). An analyser for mandibular positions. *Journ. Prosth. Dentistry St-Louis*, Vol. 7, nº 3, pp. 368-374.

Posselt U. (1959). Condyle -to-skin relationship and length of the intercondylaraxis. *Acta morph. Neerlando-Scandinav.*, Vol. 2, pp. 276-279.

Preble E. A. (1902). A biological investigation of the Hudson Bay Region. *North American Fauna*, nº 22, pp. 1-140.

Probst M. (1900). Physiologische anatomische und patologish-anatomische Untersuchungen des Schhügels. *Arch. Psychiat. Nervenkr.*, Vol. 33, pp. 721-827.

Pruzansky S. (1952). The application of electromyography to dental research. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, Vol. 44, pp. 49-68.

Rioch D.M. (1929). Studies on the diencephalon of *Carnivora*. *Journ. Compar. Neurol.*, Vol. 49, pp. 1-153.

Robinson M. (1946). The temporo-mandibular joint : theory of reflex controlled non-lever action of the mandible. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, Vol. 33, pp. 1260-1271.

Romignot J. (1902). Du rôle de la compression active dans la localisation des tendons. *Ves Masson éd.* Lille, 74 p.

Rose J.E. et Mountcastle V.B. (1959). Neurophysiology. *In : Handbook af Physiology, Amer. Physiol. Soc. Washington, éd.*, Vol. 1, Vol. 1, 357 p.

Roubinov J.S. (1958). Physiologie et pathophysiologie de la mastication et de la déglutition (en russe), éd. d'*État de littérature médicale Medzig*, Leningrad, 264 p.

Roubinov J.S. (1965). Bases physiologiques de la Stomatologie (en russe), éd. d'*État de littérature médicals Medzig*, Leningrad, 350 p.

Rouvière H. (1906). Étude sur le développement phylogénétique de certains muscles sus-hyoïdiens. *Journ. Anat.*, Vol. 42, pp. 487-540.

Rouvière H. (1920). Sur les insertions du muscle temporal et masséter chez l'Homme. *Bull. Mém.. Soc. Anat. Paris*, Sér. 6, t. XVI, pp. 312-314.

Roydhouse (1955). The temporo-mandihular joint. Upward forces of the condyle on the cranium. *Journ. Amer. Dent. Ass.*, nº 2, pp. 66-72.

Ruge G. (1887). Die vom Facialis innervierten Muskeln des Halses, Naken und des Schädels eines Jungen *Gorilla*. *Morphol. Jahrbuch*, Vol. 12, pp. 459-529.

Saban R. (1968). Musculature de la tête : *in : Traité de Zoologie* de P.P. Grassé, t. XVI, Fasc. II, pp. 229-471.

Saizar P. (1961). Oclusion centrica y relacion centrica. *Rev. Arg. Odontol. Ass.*, nº 49, pp. 73-86 et 109-126.

Saizar P. (1962). Le mouvement mandibulaire rétrusif. *Actual. Odonto-Stomatol.*, nº 58, pp. 187-200.

Scapino R.P. (1965). The third joint of the Canine jaw. *Journ. Morphol.*, Vol. 118, nº 1, pp. 23-50.

Schaub S. (1934). Observations critiques sur quelques Machairodontidés. *Eclog. Géol. Helv.*, Vol. 27, pp. 399-406.

Schmid F. (1967). Zur Innervation der *Articulatio temporo-mandibularis*. *Morphol. Jahrbuch*, Vol. 110, Fase. 4, pp. 554-573.

Source : MNHN, Paris

SCHULMAN H.J. (1890-1891). Ein Beitrag zur Kenntis der vergleichenden Anatomie der Ohrmuskulatur. *Ofversigt Finska Vetens. Soc. Förhandling*, Vol. 33, pp. 260-274.

SCHULMAN H.J. (1906). Vergleichende Untersuchungen über die Trigeminus-Muskulatur der Monotremen sowie die dahei in Betracht Kommenden nerven und Knochen. *Denks. Med. Naturv. Ges. Jena*, Vol. 6, n° 2, Fasc. 3, pp. 297-480.

SCHUMACHER G.H. (1961). Funktionelle Morphologie der Kaumuskulatur. *G. Fischer éd.*, 261 p.

SCHUMACHER G.H. et STUWE Ch. (1968). Über die Bedeuntung einer Index-und Quotientenhildung fur vergleichende Skeletmuskeluntersuchungen. *Acta Anatomica.*, Vol. 69, n° 2, pp. 210-228.

SCHWARZ A.M. (1926). Kopfhaltung und Kiefer. *Ztschr. f. Stomatol.*, Vol. 24, pp. 669-739.

SCHWARZ E. (1940). Status and affinities of the Bears of Northeastern Asia. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, n° 2, pp. 206-211.

SCHWARTZ E.C. (1956). A radiographic and clinical study of the positional relations of the condyles. *Northw. Univ. Bull.*, Vol. 56, n° 21, pp. 12-15.

SÉBILEAU P. (1892). Démonstrations d'Anatomie. *Steinheil éd.*, Paris, 356 p.

SHALER E.A. (1940). Notes on a hlack-footed Ferret raised in captivity. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, n° 1, pp. 23-26.

SHERRINGTON C.S. (1906). On the reciprocal innervation of antagonistic muscles. (Ninth note). Successive spinal induction. *Proceed. Roy. Soc. London*, Vol. 77, Fasc. B, pp. 497-498.

SHERRINGTON C.S. (1917). Reflexes elicitable in the Cat from pinna, vibrissae and jaws. Part. III : Jaw reflexes. *Journ. Physiol. London*, Vol. 51, pp. 420-423.

SNIERE F.R. et MANLY R.S. (1952). The effect of the changing dentition on masticatory function. *Journ. Dent. Res.*, Vol. 31, pp. 526-534.

SHPUNTOFF H. et SHPUNTOFF W. (1956). A study of physiologic rest position and centric position by electromyography. *Journ. Prosth. Dent.*, n° 6, pp. 621-628.

SICHER H. (1944). Masticatory apparatus in the Giant Panda and the Bears. *Field. Mus. Nat. JHist.*, Zool. Ser., Vol. 29, n° 4, p. 61.

SICHER H. (1954). Position and movements of the mandible. *Journ. Amer. Bent. Assoc.*, n° 6, pp. 620-625.

SIMPSON G.G. (1936). Additions to the Puerco fauna, lower Paleocene. *Amer. Museum Novitates*, n° 849, pp. 1-11.

SIMPSON G.G. (1945). The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New-York*, Vol. 85, pp. 1-XVI et pp. 1-350.

SMITH A.E. et ROBINSON M. (1953). Mandibular function after condylectomy. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, n° 3, Vol. 46, pp. 304-321.

SMITH R.D. et MARCARIAN H.Q. (1957). The Neuromuscular spindles of the lateral pterygoid muscle. *Anat. Anz.*, Vol. 120, pp. 47-53.

SONESSON A. (1952). Andamalsenlig röntgen-Kefalometer-uppställning. *Odontologisk Revy*, Vol. 3, pp. 11-22.

SOPER J. *D.* (1928). A faunal investigation of southern Baffin Island. *Cau. Mines., Biol. Serv.*, Bull. 53, n° 15, pp. 1-129.

STARCK D. (1935). Kaumuskulatur und Kiefergelenk der Ursiden. *Morphol. Jahrbuch.*, Vol. 76, pp. 104-147.

STEIN M.R. (1940). The mechanics of the mandible. *Dent. Survey*, Vol. 16, pp. 143-149.

STEINDLER A. (1955). Kinesiology of Human hody. *Ch. C. Thomas ed.*, Springsfield, t. 111, 708 p.

STIRTON R.A. et CHRISTIAN W.G. (1940). A Memher of the *Hyaenidae* from the upper Pliocene of Texas. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, n° 4, pp. 445-448.

STRAUSS-DURCKHEIM (1845). Anatomie descriptive et comparative du Chat. *Bibl. Mus. Hist. Nat.*, Paris, pp. 214-217.

SWANSON A.E. (1949). Mandibular condylectomy for temporo-mandihular joint ankylosis : A post-operative evaluation. *Canadian Dent. Assoc. Journ. Toronto*, n° 3, p. 25.

SZALAY F.S. et GOULD S.J. (1966). Asiatic *Mesonychidae*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 132, Art. 2, pp. 129-173.

SZENTAGOTHAI J. (1948). Anatomical consideration of monosynaptic reflex arcs. *Journ. Neurophysiol.*, Vol. 11, pp. 445-453.

TAYLOR J.A. (1955). Regional and applied anatomy of the domestic animals. Part. 1 : Head and neck. *Oliver et Boyd ed.*, Edinhurgh, 170 p.

TEILHARD DE CHARDIN P. (1915). Les Carnassiers des Phosphorites du Quercy. *Ann. Paléontol.*, Paris, Vol. 9, pp. 103-192.

TESTUT L. (1890). Myologie de l'*Ursus americanus* (Ours hrun d'Amérique). *Intern. Monatsch. Anat. Physiol.*, Vol. 7, pp. 249-254 et 258-294.

Source : MNHN, Paris

THENIUS E. (1949). Über die systematische und phylogenetische Stellung der Genera *Promeles* und *Semantor*. *Sitz. ber. osterr. Akad. Wiss.*, Vol. 1, p. 323.

THOMPSON J.R. (1941). Cephalometric study of movements of the mandible. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, pp. 750-761.

THOMPSON J.R. (1946). The rest position of mandible and its significance to dental Science. *Journ. Amer. Dent. Assoc.*, n° 33, pp. 151-180.

THORNE (1951). Teleröntgencephalometrisk profilanalysis : systemöversik, diagram frö Downs system samt mätmetod for « patb of closure ». *Swensk Tandläkare-Tidskrift.*, Vol. 44, pp. 30-51.

THOUREN G. (1914). *Articulatio mandibularis* och underkäkans rörelser i sagittalt och horizontellt plan. *Swensk Tandlakare-Tidskrift.*, Vol. 7, pp. 32-48.

TOLDT C. (1905). Der Winkelfortsatz der Unterkiefers beim Menschen und bei den Saugetieren und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben. *Sitz.-berichte d. Mathem. Nat.-Wissenschaftl. Klasse.*, t. II, Vol. 113, n° 3, pp. 434-435.

TOLDT C. (1908). Der vordere Bauch des m. *digastricus mandibulae*, und sein Varietäten beim Menschen. *Sitz. K. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Kl.*, Vol. 117, pp. 229-321.

TSURU H. et KAWAMURA Y. (1962). Cuspal inclination and denture junction. *Journ. Osaka Univ. Dental. School.*, Vol. 2, pp. 89-104.

TUCKER R. (1954). Studies in functional and analytical craniology. The functional metamorphoses of the carnivorous skull. *Australian Journ. Zool.*, Vol. 2, n° 3, pp. 418-426.

TUCKER R. (1956). Studies in functional and analytical craniology. Experiments witb the decalcified skull of the Dog. *Australian Journ. Zool.*, Vol. 4, n° 1, pp. 40-49.

VERGER J.M. (1967). Anomalies et monstruosités dans l'espèce canine. Thèse Vét., « *Au Manuscrit* » *éd.*, M.-Alfort, 145 p.

VIDIC B. (1964). L'innervation du muscle releveur du voile du palais de l'Homme et chez certains Mammifères. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, t. 47, n° 4, pp. 337-346.

VINTON P. et MANLY R.S. (1955). Masticatory efficiency during the period of adjustment to dentures. *Journ. Prosth. Dent.*, Vol. 5, pp. 477-489.

VIRET J. (1955). Ordre des Créondontes ; *in : Traité de Zoologie* de PP. .GRASSÉ, t. XVII, Fasc. 1, pp. 188-193.

VIRET J. (1955). Fissipèdes fossiles ; *in : Traité de Zoologie* de P.P. GRASSÉ, t. XVII, fasc. 1, pp. 278-288.

VIRET J. (1955). Pinnipèdes fossiles ; *in : Traité de Zoologie* de P.P. GRASSÉ, t. XVII, fasc. 1, pp. 336-338.

VOGT C. et VOGT O. (1902). Zur Erforschung der Hirnfaserung. *Denkschr. Med. Naturwiss. Ges. Jena*, Vol. 9, pp. 1-145.

VON ECONOMO C. et KOSKINAS G.N. (1925). Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. *Springer ed.*, Vienna, 810 p.

WALKHOFF O. (1900). Der menschliche Unterkiefer im Litche der Entwickelungsmechanik. *Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk.*, Vol. 18, pp. 529-538.

WATSON M. et YOUNG A.H. (1879). On the anatomy of *Hyaena crocuta*. *Proceed. Zool. Soc. London*, pp. 79-107.

WATSON M. (1882). On tbe muscular anatomy of *Proteles* as compared witb tbat of *Hyaena* and *Viverra*. *Proceed. Zool. Soc. London*, pp. 579-586.

WEBER M. et ABEL O. (1928). Die Saugetiere. G. *Fischer ed.*, Jena, 898 p.

WEBER R. (1955). L'enregistrement du déplacemeat condylien dans les trois dimensions et ce qui en résulte. *Schweizer Monatsschr. Znhk.*, n° 6, pp. 449-482.

WHITEMAN E.E. (1940). Habits and pelage changes in captive Coyotes. *Journ. of Mammalogy*, Vol. 21, n° 4, pp. 435-438.

WILD et BAY (1945). Anatomical researcb confirming Gysi's studies on the leverage prohlem of the mandihle. Morpbology of tbe skull as influenced by Gysi's laws of leverage. *Rev. mensuelle Suisse* d'*Odontologie*, n° 11, pp. 879-920.

WINCKLER G. (1931). Contrihution à l'Anatomie Comparative des muscles du voile du palais. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, t. 13, n°s 5-8, pp. 431-478.

WINDLE B. et PARSONS F.G. (1897-1898). Tbe myology of tbe terrestrial *Carnivora*. *Proceed. Zool. Soc. London*, t. 1, pp. 370-409, t. 11, pp. 152-186.

WINKLER R. (1922). Beitrage zur Kaumechanik. *Deuts. Monatsch. Zahnheilk*, pp. 202-213.

WISSMER A. (1927). Le développement et l'organisation statique de la mandibule foetale chez l'Homme. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, t. VII, pp. 335-425.

WOOD A.E. et WHITE R.R. (1950). Tbe myology of the *Chinchilla*. *Journ. Morphol.*, Vol. 86, pp. 547-597.

WOOLSEY C.N. (1952). The hiology of mental health and discase. *Hoeber éd.*, New-York, 654 p.

Source : MNHN, Paris

WORTHMANN F. (1922). Zur Mechanik der Kiefergelenks. *Anat. Anz.*, t. 55, pp. 305-316.

WORTMAN J.L. (1899). Restoration of *Oxyaena lupina* Cope with description of certain new species of Eocene Creondonts. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 12, pp. 139-148.

WORTMANN J.L. et MATHHEW W.D. (1899). The ancestry of certain members of the *Canidae*, *Viverridae* and *Procyonidae*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 12, pp. 109-138.

YOSHIKAWA T. et SUZUKI T. (1962). The lamination of the human masseter. The new identification of *m. temporalis superficialis*, *m. maxillo-mandibularis* and *m. zygomatico-mandibularis* on the human anatomy. *Acta Anat. Nipponica*, Vol. 37, nº 4, pp. 260-267 (en japonais).

YOSHIKAWA T. et SUZUKI T. (1965). The comparative anatomical study of the masseter of the Mammals. *Okajimas Folia Anat. Japonica*, Fasc. 40, pp. 339-363 (en japonais).

YOSHIKAWA T., SUZUKI T., KUICHI R. et MATSUURA S. (1961). The comparative anatomy of the *musculus masseter* of the Mammals. *Acta Anat. Nipponica*, t. 36, nº 1, pp. 53-71 (en japonais).

YOUNG A.H. et ROBISON A. (1889). On the anatomy of *Hyaena striata*. *Journ. Anat. Physiol. London*, Vol. 23, pp. 90-105 et 187-200.

YOUNG CHUNG CHIEN et CHOW MIN CHEN (1963). Cretaceous and Paleocene Vertebrate horizons of North Kwan Tung. *Sc. Sinica*, Vol. 12, nº 9, pp. 1411-1420.

ZDANSKY O. (1924). Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Paleontol. Sinica*, Vol. 2, pp. 1-149.

ZENKER W. et ZENKER A. (1955). Die Tätigkeit der Kiefermuskeln und ihre elektromyographische Analyse. *Zeits. Anat. Entw.*, Vol. 119, pp. 174-200.

ZLABEK K. (1930-1931). Reconstruction du mouvement vertical dans l'articulation temporo-maxillaire de l'Homme et des Singes anthropoïdes. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, Vol. 12, pp. 49-73.

ZLABEK K. (1938). Le masséter des Insectivores. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, Vol. 25, pp. 183-248.

ZLABEK K. (1939). Je m. masseter Marsupialii homologni s m. masseter Eutherii? *Vestnik c. Spol. Zool.*, Ser. V, pp. 534-544.

ZLABEK K. (1939). O Strukture lidskédo Masseteru. *Zvlastni otisk z « Anthropologie »*, Vol. XVII, pp. 99-124.

ZLABEK K. (1944). Ontogencticky vyvoj m. masseterico-temporalis in *Dasyurus viverranus*. *Vestn. Kral. Ceské. Spol. Nauk. Trida Matem. prirod. Rocnik.*, pp. 1-13.

IMPRIMERIE NATIONALE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris